



Mémoire de Master

Déterminants des déplacements des buffles dans le

Parc Régional du W

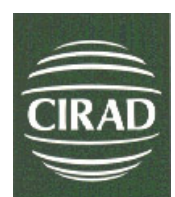
Bénin – Burkina Faso – Niger

Laura ADAM



Master 2 Ecologie et Ethologie Appliquées

2007-2008



Sommaire

1	Introduction.....	4
2	Objectifs.....	6
3	Description de l'espèce étudiée.....	6
3.1	Taxonomie	6
3.2	Distribution	7
3.3	Caractéristiques physiques.....	7
3.4	Organisation sociale	8
3.5	Communication	9
3.6	Reproduction.....	9
3.7	Domaine vital	10
3.8	Régime alimentaire	11
3.9	Besoins en eau et en couvert	11
3.10	Activité	11
4	Le site d'étude	12
4.1	Contexte général.....	12
4.2	Climat.....	13
4.3	Habitat.....	13
4.3.1	Géologie	13
4.3.2	Végétation.....	14
4.3.3	Hydrographie	14
5.1	Les Colliers GPS-Argos	15
5.1.1	Le système GPS.....	15
5.1.2	Le système Argos	15
5.1.3	Les colliers de l'étude	15
5.1.4	Déploiement des colliers sur le terrain.....	16
5.1.5	Programmation des réceptions GPS	19
5.1.6	Programmation des émissions Argos	19
5.2	Reconstitution de trajets	21
5.2.1	Protocoles de terrain.....	21
5.2.1.1	Déchargements des colliers (modem UHF)	21
5.2.1.2	Recueil des données de reconstitution.....	22
5.2.2	Troupeaux étudiés et durée de l'étude	23
5.3	Méthodes d'analyse des données	24
5.3.1	Analyse descriptive.....	24
5.3.2	Analyse statistique.....	25
5.3.2.1	Les tests statistiques	25
5.3.2.2	Choix des caractéristiques du modèle.....	25
6.1	Robustesse des résultats.....	27
6.1.1	Performance des colliers GPS sur le terrain (taux d'acquisition).....	27
6.1.2	Nombre de trajets reconstitués.....	28

6.2	La vitesse, variable du déplacement du buffle	28
6.2.1	La vitesse au cours d'un trajet	28
6.2.2	La vitesse au cours de la saison.....	29
6.3	L'activité du buffle	31
6.3.1	Les variables d'activité.....	31
6.3.2	Caractérisation des types d'activité	31
6.3.3	Vitesse et type d'activité	32
6.3.4	Relation entre la vitesse et le type d'activité.....	33
6.4	Les rythmes d'activité	34
6.4.1	A l'échelle de la saison	34
6.4.1.1	Proportion du type d'activité	34
6.4.1.2	Evolution du rythme d'activité au cours des trajets	35
6.4.2	A l'échelle du trajet	36
6.4.3	A l'échelle de la journée.....	36
6.5	Les facteurs explicatifs des variations de vitesse et donc d'activité	36
6.5.1	Les facteurs alimentaires.....	36
6.5.1.1	L'eau.....	36
6.5.1.2	Le disponible alimentaire.....	36
	• Effet du recouvrement en herbacées vertes sur la vitesse	38
	• Effet du recouvrement en herbacées pailles sur la vitesse	39
6.5.2	Les facteurs de protection	40
6.5.2.1	La visibilité	40
6.5.2.2	Le recouvrement ligneux	41
6.5.2.3	L'ombre.....	42
6.5.3	Les facteurs physiques	42
6.5.3.1	La pluviométrie : diagramme ombrothermique, avec précision des grosses pluies	42
6.5.3.2	Le passage du feu	42
6.5.3.3	La topographie.....	43
7	2. Discussion	44
8	Discussion	45
9	Conclusion.....	45
11	Annexes.....	47
11.1	Lexique.....	47
11.2	Séquence Cybertracker.....	47

1 Introduction

Distribution des grands herbivores

A l'échelle de la population, les individus sont distribués en fonction de la structure de l'habitat et de la complexité du paysage. (Levins, 1970).

L'écosystème concerné par ce projet est la savane tropicale. Celle-ci est soumise à de nombreux facteurs abiotique et biotiques susceptibles d'engendrer de fortes hétérogénéités dans la distribution et la qualité des ressources clés (Illius A.W., 2000). Les gradients pluviométriques ou de température en fonction de la latitude peuvent engendrer une mosaïque d'unités de végétation soumise en outre à une forte saisonnalité (Jonzen *et al*, 2004). L'effet des feux de végétation (Daget & Godron 1995), qui modèlent les paysages et les cortèges floristiques (Lamarque, 2004), tant au niveau de la structure du couvert végétal que des espèces présentes peut également être ajouté.

De fait, les populations d'herbivores sont dépendantes de ce fractionnement de l'espace mais doivent également organiser leurs mouvements en fonction de la disponibilité en eau durant la saison sèche. Ce deuxième niveau d'hétérogénéité spatiale conditionne l'attitude des gestionnaires et la maîtrise des densités fauniques. Les mouvements d'animaux peuvent également être encouragés par l'ouverture et la fermeture contrôlées des points d'eau, en combinaison avec un programme de brûlis (Du Bothma 1996 ; Lungren *et al.*, 2004).

Les modifications de l'utilisation du paysage exposent les espèces à de nouvelles conditions environnementales. Certaines de ces espèces ne sont d'ailleurs pas capables de s'y adapter. Les habitats des espèces spécialistes sont le plus souvent en déclin alors que ceux des espèces généralistes ne semblent pas être affectés et peuvent même être favorisés par les modifications paysagères anthropiques (Mennechez & Clergeau, 2006).

Beaucoup de mammifères sont dits sédentaires. Certaines espèces concentrent leur activité sur une surface restreinte, correspondant à leur domaine vital (Burt, 1943 ; Saint-Girons & Saint-Girons, 1959 ; Jewell, 1966 ; Cooper, 1978). Ces espèces ont la capacité de limiter leurs déplacements sur des aires réduites par rapport au milieu potentiellement favorable.

La plupart des mammifères présentent une grande fidélité à ce site particulier.

Un animal sédentaire est donc généralement plus efficace dans son approvisionnement qu'un animal erratique, car il a la possibilité d'acquérir et de traiter des informations sur la distribution et la localisation des ressources alimentaires dans l'espace qu'il exploite. Lorsque la territorialité contraint l'accès aux ressources, la valeur sélective varie selon la quantité et la qualité des ressources disponibles dans le territoire (« ideal despotic distribution ») (Calsbeek & Sinervo, 2002).

Hétérogénéité spatiale

Le domaine vital peut être considéré comme une unité, cependant celui-ci peut présenter une forte hétérogénéité spatiale. La façon dont les populations de faune se distribuent dans un environnement hétérogène est une information clé tant pour la compréhension des processus écologiques (Wiens *et al*, 1993) que pour la pertinence de gestion des espaces et des populations sauvages (McCullough, 1996). L'espace est le principal facteur de structuration des populations. La modification rapide actuelle des paysages occupés par la faune sous l'effet des activités humaines (Burgess & Sharpe, 1981) a clairement montré

l'importance de l'hétérogénéité spatiale pour la distribution et les déplacements des animaux. Les tâches d'habitat varient en qualité dans le temps et l'espace. Le degré de discontinuité d'un paysage peut avoir une influence considérable sur les populations, car il affecte la distribution et la qualité des habitats favorables. La fragmentation de l'habitat, liée au développement des populations humaines est l'une des principales causes du déclin de nombreuses espèces en danger (Ricklefs & Miller, 2005). Les activités humaines créent des barrières écologiques et/ou modifient significativement les habitats pour aboutir à la formation de mosaïques de milieux plus ou moins favorables et connectés. Ce facteur de structuration des paysages s'ajoute aux autres déterminants qui participent à l'hétérogénéité spatiale de l'environnement dans lequel les animaux évoluent. Il représente une contrainte à la mobilité des populations (Gassaway *et al*, 1996 ; Fritz *et al*, 2003 ; Bender *et al*, 1998) et par conséquent à leur survie à plus long terme.

Exploitation de l'environnement

Pour exploiter correctement l'espace, l'animal doit présenter des capacités d'orientation qui lui permettront de restreindre son activité à la portion de l'espace correspondant à son domaine vital.

Il existe différents types d'orientation à l'intérieur du domaine vital, une des plus sophistiquées est l'utilisation des représentations spatiales. Olton *et al*. ont indiqué que les mammifères utiliseraient leur mémoire spatiale pour revenir aux endroits présentant un important taux de renouvellement des ressources et ne pas revenir là où ce taux est faible voire nul. Les travaux d'O'Keefe & Nadel (1978) et plus récemment de Gallistel (1990) ont permis de mettre en évidence que les mammifères pouvaient utiliser leur mémoire spatiale, afin d'établir mentalement une représentation cartographique de leur domaine vital.

En vue d'assurer sa survie et sa reproduction, l'animal exploite son environnement, c'est-à-dire y utilise les ressources. La principale étant la ressource alimentaire. D'autres objets comme un partenaire sexuel, un site de nidification ou d'oviposition, ou encore un habitat favorable peuvent être considérés comme telles.

L'exploitation de l'environnement peut être décomposée en trois phases : la recherche, l'acquisition et enfin l'utilisation. Dans le cadre de notre étude, la ressource est peu mobile par rapport à l'animal et est dispersée dans l'environnement. L'animal n'a donc d'autre choix que de la rechercher activement en se déplaçant dans son milieu, et en concédant la plupart de son temps à cette activité.

L'efficacité de la recherche repose sur l'interaction entre la stratégie du chercheur et la distribution des ressources (Murdie & Hassel, 1973). La recherche est le résultat d'une suite de déplacements de l'animal. Le déplacement est considéré comme une suite temporelle de positions, en d'autres mots, il correspond à un « trajet ». Dans notre cas, le trajet est constitué d'une succession de points matérialisant la position de l'animal à différents instants.

Les déplacements, et donc le trajet de l'animal, reflètent le mode d'exploitation du milieu. Ce trajet définit par l'animal intègre les données d'hétérogénéité spatiale, déterminantes du mode d'utilisation du milieu par l'animal.

Connaître l'évolution de ces trajets au cours de l'année et de la saison, ainsi que les objets déterminants du mode d'exploitation de l'environnement est l'objectif de cette étude.

Contexte du stage

Ce stage fait partie intégrante du projet ANR Biodiversité « Mobilité » (Agence Nationale de la Recherche). Le but principal de ce projet est d'identifier et d'évaluer, à différentes échelles, les variables explicatives de la mobilité et de la distribution de la grande faune dans un environnement hétérogène, en utilisant comme modèle un herbivore de la savane africaine, le buffle. Plus précisément, l'intérêt est de caractériser la circulation et la distribution de grands mammifères dans un environnement contraint, tout en mettant en évidence les variables explicatives des stratégies de déplacements à différentes échelles de temps et d'espaces. Ce projet vise une meilleure compréhension de leurs exigences en termes d'habitat, des stratégies de déplacement et des conséquences sur la structuration des populations dans un espace donné, ces résultats pourront enfin être intégrés dans des décisions de gestion.

2 Objectifs

Le stage a pour objectif, d'apporter des connaissances purement descriptives sur les modalités d'exploitation de l'habitat par le Buffle d'Afrique de l'Ouest, *Syncerus caffer brachyceros* dans le parc transfrontalier du W (Niger-Burkina Faso-Bénin) à petite échelle spatio-temporelle. Plus précisément, cette étude doit permettre d'identifier et de déterminer les principaux facteurs de la mobilité du buffle, grâce à un « tracking intensif » permettant de travailler à l'échelle du « Trajet ».

Quels sont les facteurs déterminants du déplacement du Buffle d'Afrique de l'Ouest, *Syncerus caffer brachyceros* à l'échelle du trajet ?

3 Description de l'espèce étudiée

3.1 Taxonomie

Le buffle a pour nom scientifique *Syncerus caffer* (Sparrman, 1779) et comme nom commun, le buffle d'Afrique. Il appartient à la famille des Bovidae et à la sous-famille des Bovinae. Cette sous-famille comprend deux autres genres *Bubalus*, le buffle d'Asie et *Bos* auquel se rattache le bœuf domestique. Aux niveaux morphologique et comportemental, le parent le plus proche du Buffle d'Afrique est le Buffle Asiatique d'eau (*Bubalus bubalus*).

Règne: Animal
Phylum: Chordata
Classe: Mammifères
Super-ordre : Ongulés
Ordre : Artiodactyles
Sous-ordre: Ruminant
Famille: Bovidae
Sous-famille: Bovinae
Genre: *Syncerus*

Plusieurs sous-espèces ont été décrites. Elles présentent de nombreuses variations. Les plus fortes différences s'observent entre le buffle d'Afrique de l'Est et celui d'Afrique de l'Ouest.

Quatre sous-espèces sont généralement reconnues : les deux principales sont *Syncerus caffer caffer* - ou buffle du Cap - (la plus grande), *Syncerus caffer nanus* - ou buffle de forêt - (la plus petite). D'autres formes intermédiaires coexistent *Syncerus caffer brachyceros* (ou buffle de savane) et *Syncerus caffer equinoctialis*, qui sont des sous-espèces de taille intermédiaire.

La taxonomie de ces différentes formes est surtout basée sur leur distribution géographique et quelques critères morphologiques. Au sein d'une même sous-espèce existent des variations de couleur, de taille et de forme des cornes. C'est pourquoi il n'y a pas de nettes distinctions morphologiques entre-elles. De plus d'importantes hybridations existent entre celles-ci (Sinclair, 1977).

3.2 Distribution

Le buffle africain est l'un des mammifères africains les plus performants en termes de répartition géographique, d'abondance, et de biomasse. On le trouve dans quasiment tous les milieux au Sud du Sahara, à l'exception de l'Afrique Australe où il n'est plus présent. On le trouve principalement dans les savanes à forte biomasse herbacée, mais également en forêt dense, en forêt de montagne, et dans les formations arbustives sèches. Il pénètre également les biomes arides, et sa répartition altitudinale s'étend du niveau de la mer aux limites des forêts sur les plus hautes montagnes (Sinclair 1977 ; Kingdon 1982 ; Estes 1991). Le buffle est quasiment présent partout où de l'eau de surface est disponible de manière permanente. Il est absent des zones ayant des précipitations annuelles inférieures à 250 mm.

La distribution actuelle du buffle montre que l'habitat d'origine a été fragmenté suite à l'augmentation des populations humaines. La notable diminution du nombre de buffles est également le résultat de la catastrophique panzootie causée par le virus de la peste bovine. Les effets ont également touchés d'autres bovidés sauvages, mais le buffle semble être celui qui en a le plus souffert.

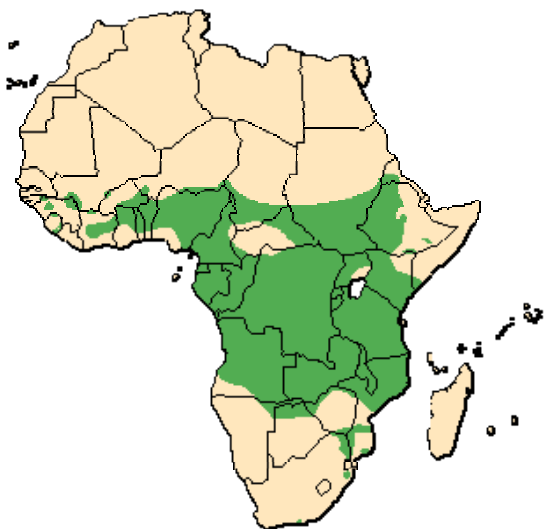


Figure 1 : répartition des populations de buffles en Afrique en 1998 (Range Map (Redrawn from IAE, 1998))

3.3 Caractéristiques physiques

Le buffle a l'aspect d'un bœuf aux formes lourdes, au corps massif, aux membres courts et robustes et à l'encolure large et puissante (Lamarque *et al.*, 2004). La longue queue présente une touffe terminale. Les principaux caractères de la tête sont bien sûr les cornes, mais également les grandes oreilles pendantes (Bate, 1951).

Les cornes ont une forme triangulaire en section. Les cornes sont plus massives chez les mâles, elles forment une protubérance frontale. Les cornes des femelles sont plus courtes et plus fines, sans protubérance frontale. Les cornes du buffle de savane sont plus courtes (Alden, P.C.1995)

Tableau 1 : Mensurations effectuées pour le Buffle Africain (*Syncerus caffer*)

Source	Poids adulte	Longueur tête et corps	Hauteur épaule
Alden <i>et al.</i> , 1995 (pour <i>S. c. caffer</i>)	500-700 kg	240-340 cm	140-160 cm
Alden <i>et al.</i> , 1995 (pour <i>S. c. nanus</i>)	265-320 kg	180-220 cm	100-130 cm

La couleur de la robe des buffles peut varier selon la sous-espèce, le sexe, l'âge et même l'habitat. La couleur du poil comprend plusieurs nuances de noir, marron, rouge et jaune. Les parties inférieures et le menton sont souvent clairs. Les troupes peuvent contenir des individus de différentes couleurs. La robe devient plus foncée avec l'âge, les femelles n'atteignent jamais la même graduation de noir que les mâles. Le buffle de forêt est normalement plus clair (brun-rouge jusqu'à marron) que le buffle de savane qui peut présenter une robe fauve-roux, brun foncé, parfois noire. (Mloszewski 1983)

3.4 Organisation sociale

Les buffles sont des animaux grégaires, non territoriaux. Ils vivent en troupes mixtes d'environ 30 à 1000 têtes, comprenant des femelles, des jeunes et des mâles subadultes. Un buffle est dit « adulte » à l'âge de 6 ans et est considéré comme « subadulte » entre 3 et 5 ans (Prins, 1996). Les mâles adultes forment des groupes de célibataires composés de deux à une trentaine d'individus, qui se déplacent entre troupes reproducteurs.

L'unité familiale de base est constituée de la mère, de son veau, et de celui de l'année précédente. Les jeunes femelles restent auprès de leur mère jusqu'à la naissance de leur premier veau, et peut-être plus longtemps. Les mâles quittent cette unité à l'âge de 2 ans pour former des sous-groupes de mâles au sein de troupeau (Sinclair, 1977).

La plupart du temps à l'intérieur des grands troupes, il n'existe pas de système hiérarchique linéaire chez les femelles, à l'exception peut-être des sous-groupes familiaux (Grimsdell 1969).

À l'âge d'environ quatre ans, les mâles quittent le troupeau pour former des groupes de célibataires. Ceux-ci rejoignent le troupeau en saison des pluies, période d'abondance durant laquelle a lieu le rut. Selon plusieurs auteurs (Prins, 1996 ; Turner & *al.*, 2005), la ségrégation sexuelle opérée par les mâles est liée au coût énergétique des activités de reproduction. Ces dernières se font aux dépens du temps normalement affecté à l'alimentation, et les mâles sont contraints de quitter le troupeau mixte lorsque leur condition corporelle diminue.

Les troupes mixtes se séparent périodiquement en sous-troupes qui re-fusionnent ensuite. Sinclair, (1977) rapporte que les troupes mixtes se scindent en saison sèche, lorsque les ressources sont fragmentées. Cette période correspond également au Serengeti à la fin de la saison de reproduction, et au départ des groupes de célibataires. Au lac Manyara (Tanzanie), où la période de reproduction est plus étalée, le pattern de fusion-fission serait lié à l'effectif : les grands troupes se scindent plus fréquemment que les petits (Prins, 1996). Bothma (2002), rapporte quant à lui que les troupes s'agrègent en saison sèche là où l'eau et le fourrage est abondant, et qu'en saison des pluies, des troupes plus petits se forment, mieux répartis sur l'habitat disponible. Halley & *al* (2002) font le même constat au Parc de Chobé (Botswana), où les buffles peuvent constituer des troupes de plus de 1400 individus en saison sèche.

L'organisation sociale des groupes de mâles n'est pas identique selon les sites étudiés. Au Serengeti, où la saison de rut est marquée, Sinclair (1977) suggère que les mâles célibataires quittent en groupe leur troupeau mixte à la fin du rut, et le réintègrent à la saison suivante. Au lac Manyara, où la saison de rut est peu marquée, Prins (1996) rapporte que les mâles intègrent et quittent individuellement différents troupes mixtes par périodes de quelques semaines, et se joignent à des groupes de mâles différents.

Pour Sinclair (1977), les vieux mâles (plus de 10 ans), sortent du troupeau de manière permanente et forment des groupes de 3 à 4 individus qui, comme les groupes de célibataires, disposent d'un domaine vital propre, parfois très restreint (3 à 4 km²). Ces vieux mâles ne participeraient ainsi plus à la reproduction. Pour Prins (1996), les vieux mâles réintègrent périodiquement le troupeau.

3.5 Communication

A l'intérieur des troupes de centaines de têtes, le haut degré de coordination est permis par le regroupement d'individus en sous-troupes et une distance inter-individus faible. Ces particularités permettraient une communication continue et efficace dans toutes les conditions. Le rôle de l'olfaction n'est pas clairement défini, mais ce sens semble être très important pour la reconnaissance entre individus, pour rechercher de la nourriture ou encore détecter les prédateurs, c'est le sens le plus développé chez les bovins.

L'ouïe et la vision sont moins développées, cependant la vue et les signaux vocaux sont importants dans la communication des bovins.

La communication vocale est très importante pour les buffles. La plupart des signaux vocaux présentent une similitude avec le meuglement des bovins domestiques. Les buffles sont cependant beaucoup moins bruyants. (ESTES 1991)

3.6 Reproduction

Là où les saisons sont clairement marquées, la reproduction est saisonnière (Estes, 1991). Au Serengeti, (Sinclair, 1977), les naissances ont lieu durant la seconde moitié de la saison des pluies, et les conceptions prennent place à la fin des pluies, lorsque les ressources alimentaires diminuent. Les conceptions cessent en saison sèche. En Ouganda, où le climat se caractérise par deux saisons sèches et deux saisons des pluies, on observe deux saisons de reproduction. L'intervalle entre naissances varie de 15 mois (Sinclair, 1977), à 36 mois (Prins, 1996).

La femelle est sexuellement mature à l'âge de 5 ans, et c'est à cet âge qu'elle met bas pour la première fois. La gestation est de 11,5 mois. Sinclair (1977) trouve que les naissances ont lieu la plupart du temps pendant l'après-midi ou juste avant l'aurore, pendant que le troupeau se repose. Les veaux ont besoin de plusieurs heures pour récupérer les forces nécessaires pour suivre leur mère. Pendant plusieurs semaines il est encore très lent, il est parfois laissé derrière. Sa mère reste alors avec lui. La mère peut allaiter son petit jusqu'à la naissance du veau suivant. Cependant ces jeunes restent proches de leur mère jusqu'à l'âge de deux ans. A cet âge, les jeunes mâles deviennent de plus en plus indépendants. Ils peuvent alors entrer dans la compétition pour accéder à la reproduction.

Dans le troupeau, une femelle qui présente un œstrus, c'est-à-dire qui est en « chaleur » est rapidement identifiée par les mâles adultes. Ceux-ci détectent cette période en léchant les parties génitales de la femelle ou en reniflant son urine: ils présentent alors une posture particulière, appelée « flehmen ». Le buffle a alors la tête à l'horizontale, la nuque tendue, les narines dilatées et la lèvre supérieure recourbée vers le haut, laissant apparaître la gencive supérieure (Sinclair 1977). Le « Flehmen » apparaît comme étant une réponse à un

stimulus olfactif. Estes (1972) affirme que « the Jacobsen's organ » peut détecter les hormones sexuelles.

3.7 Domaine vital

Les domaines vitaux de troupeaux mixtes distincts présentent un très faible recouvrement (Sinclair (1977), Prins, (1996)). Le domaine vital des troupeaux mixtes n'est toutefois pas défendu.

Comme le précise Bothma (2002) la taille des domaines vitaux chez le buffle est fonction de l'effectif du troupeau, du type d'habitat disponible et de la période de l'année. Sinclair (1977), rapporte qu'en saison sèche, le domaine vital des troupeaux mixtes est généralement plus petit qu'en saison des pluies, car la distribution des troupeaux est réduite aux pâturages des bords de cours d'eau.

Stark (1986 : P.N. Bénoué - Cameroun) observe le contraire, et note une extension du domaine vital en début de saison sèche lors des mises à feux précoces (61 km² contre 46 km²). Grimsdell (1973 : Ouaganda – P.N. Queen Elisabeth) cite des superficies de domaines vitaux de troupeaux mixtes allant de 10,5 km² à 296 km².

Funston et al (1994) ont suivi durant 14 mois les mouvements d'un troupeau mixte (effectif moyen : 248 têtes) dans les Réserve de Sabi Sand (Afrique du Sud). Ils rapportent des domaines vitaux saisonniers de 40km² en été (« *hot dry pre-summer* et *moist hot summer* ») à 120 km² en hiver (« *cold dry winter* »).

Auteur(s)	Lieu			Domaine vital (km ²)	
				S. sèche	S.
Stark (1986)	Cameroun - Bénoué	P.N.		61	46
Funston et al. (1994)	RSA - reserve Sand	Sabi		40 à 120	
Grimsdell (1973) in Estes (1991)	Ouganda – Elisabeth	P.N. Queen		10,5 (n = 138) à 296 (n = 1500)	

Tableau 2 : Domaines vitaux estimés de troupeaux mixtes

En ramenant le nombre de têtes par unité de superficie du domaine vital, Prins (1996) obtient à Manyara près de 18 buffles par km² de domaine vital. Au Serengeti, Sinclair (1977) évalue ce chiffre à 6,8 buffles. Funston et al (Réserve de Sabi Sand) obtiennent 2 buffles par km² de D.V. Les valeurs les plus faibles sont citées par Stark au Cameroun 0,8 et 1,19 buffles par km², respectivement en saison sèche et en saison des pluies.

Auteur(s)	Lieu			Densité (têtes / km ² de D.V.)	
				S. sèche	S. pluies
Prins (1996)	Tanzanie - Manyara	Lac		17,9 +/- 8,5	
Sinclair (1977)	Tanzanie - Serengeti	P.N.		6,8 +/- 3,8	
Funston et al. (1994)	RSA - Réserve Sand	Sabi		2,07	

Stark (1986)	Cameroun - Bénoué	P.N.	0,8	1,19
--------------	-------------------	------	-----	------

Tableau 3 : Nombre de têtes par unité de superficie du domaine vital

Sinclair (1977 – p. 97) observe que les domaines vitaux des vieux mâles célibataires sont nettement inférieurs à ceux des troupes mixtes, certains mâles ayant été observés plusieurs années consécutives sur des superficies de 3 à 4 km².

3.8 Régime alimentaire

Le buffle est un ruminant. Il peut ingérer quotidiennement l'équivalent de 2,2% de sa masse corporelle. Paisseur (« *bulk grazer* »), il est capable de subsister sur des pâturages grossiers et trop grands pour la plupart des autres ruminants (Bothma, 2002).

Il ne peut toutefois pas tondre les pâturages aussi ras que d'autres espèces (Estes, 1991). Prins (1996) précise une hauteur minimale de 10 cm. Celle-ci est nécessaire pour que le buffle puisse prélever l'herbe avec sa langue, au lieu de la couper avec les incisives.

Les modifications saisonnières du disponible alimentaire déterminent les mouvements des troupes au sein de leur domaine vital. Lorsque les pâturages deviennent secs, que les herbes deviennent moins appétibles et moins nutritives, les buffles descendent dans les pâturages des ripisylves. Ce processus est accéléré par les feux de brousse: le buffle abandonne les zones brûlées, et il n'y revient pas avant la pluie, ou avant que la repousse n'est au moins atteint un ou deux mois (Sinclair 1977).

Le buffle broute également dans une certaine mesure, à fortiori lorsque l'herbe se fait rare, ou est de mauvaise qualité. Selon Estes (1991), le brout peut représenter jusqu'à 5% du régime total.

3.9 Besoins en eau et en couvert

La disponibilité en eau de surface est communément citée comme un critère crucial pour le buffle en saison sèche, et de nombreuses études indiquent que les troupes se cantonnent à proximité des points d'eau durant cette saison. En effet, le buffle devrait boire au moins tous les 48 heures (Prins, 1996), voir au moins une fois par 24 heures (Estes, 1991 ; Sinclair, 1977). En effet, la teneur en eau de ses aliments ne peut couvrir ses besoins en eau (Prins, 1996). Ses capacités physiologiques pour réduire ses pertes en eau sont également limitées : il n'a pas la capacité de réduire ses pertes par la production de fèces sèches. De plus, au contraire d'autres ongulés, il ne peut limiter son évaporation cutanée par une augmentation de sa température corporelle au-delà de 40°C de température corporelle (Sinclair, 1977). Au-delà, les buffles cessent de pâturer, et se mettent à l'ombre. Le stress thermique influence donc particulièrement le pattern d'activité du buffle.

L'accès régulier à l'eau et au couvert conditionnent donc fortement l'utilisation de l'espace par le buffle.

3.10 Activité

Les mammifères herbivores passent une grande partie de leur temps à se nourrir (le jour comme la nuit), par exemple les vaches peuvent passer 50 à 60% de leur temps à brouter et comme ce sont des ruminants elles passent également du temps à ruminer, ce qui au final peut élever leur temps d'alimentation à 70 ou 80% ((Ryan, SJ & Jordaan 2005).

Ryan & Jordaan (2005) expliquent que les troupes semblent passer plus de temps à s'alimenter la nuit que le jour, il en est de même pour les buffles du lac Manyara en Tanzanie (Beekman *et al.* 1989) et ceux du Serengeti (Sinclair, 1977). Prins a trouvé à Manyara que la

proportion annuelle du temps consacré au pâturage était de 37%. Pour Sinclair au Serengeti celle-ci est de 41%. Stark (1986) estime que pendant la saison sèche le buffle de savane du Cameroun broute environ 26% du temps sur une période de 12h, ce qui est en dessous de ce qui a été trouvé par les autres études.

Le temps d'alimentation dépend des besoins en énergie et en nutriments, il dépend également de la quantité de nourriture disponible et de la vitesse à laquelle la nourriture peut être ingérée (Prins & Beekman 1989). Les buffles sont capables d'ajuster leur budget temps selon la quantité et la qualité du fourrage disponible (Prins & Beekman, 1987). Le temps d'alimentation journalier baisse après la saison des pluies et augmente à nouveau pendant la saison sèche, quand la qualité de la nourriture est la plus faible (Prins & Beekman, 1989). Une étude de Sinclair (1977), montre que les buffles passent plus de temps à s'alimenter en saison sèche qu'en saison des pluies, certainement en réponse à la diminution de la qualité et de la quantité de la végétation.

En accord avec l'étude de Winterbach *et al.* (1998), Ryan & Jordaan (2005), expliquent que les buffles ont deux périodes d'alimentation pendant la journée, approximativement de 5h30 à 10h30 avec un pic à 9h15 et 15h00 à 21h avec un pic à 17h10. Winterbach *et al.* (1998) ajoute que les buffles présentent une phase de repos entre 12 et 16h et entre 3 et 6h, confirmant ainsi les résultats proposés par Stark (1986). Les déplacements se déroulent essentiellement entre 10 et 13h et pendant la soirée de 19 à 22h, Sinclair (1977) remarque également que le temps de transit est supérieur en saison sèche, ceci peut s'expliquer par la nécessité de plus rechercher les zones de pâturages.

Ryan *et al.*, (2005) observent que les buffles boivent généralement tôt le matin et à midi. Winterbach et Bothma (1998) rapportent que cette activité a généralement cours en début d'après-midi, tandis que Grismdell et Field (1976) la situent en milieu de matinée.

4 Le site d'étude

4.1 Contexte général

Le parc régional du W (PRW) d'une superficie de 1 023 000 hectares, s'étale sur trois pays, 568 000 hectares au Bénin, 235 000 au Burkina Faso et 220 000 au Niger.

En 1926, cet espace de savane est identifié comme « parc refuge ». De nombreux statuts se sont succédés, jusqu'en 1952-1953 où le W est dit Réserve Totale de Faune avant d'être érigé en Parc National un an plus tard. A partir des années 1960, le Parc W a profité de la gestion des trois Etats riverains avec plus au moins de succès.

En effet, si du côté nigérien le W a bénéficié dès le début de l'indépendance d'une attention particulière des autorités forestières, ce ne fut pas le cas dans les deux autres composantes avec des signes de dégradation avancée de ses écosystèmes. L'écosystème ne connaissant pas de frontière, les trois Etats ont décidé de mettre leurs efforts en commun pour la gestion durable du complexe W. C'est dans ce contexte que des négociations de financement avec l'Union Européenne, ont abouti à la signature de la convention de mise en place du Programme Parc W/ECOPAS, donnant ainsi naissance en 2001 au premier Parc transfrontalier de l'Afrique de l'Ouest et au « Programme de conservation Parc W-ECOPAS ». Ce programme a pour objectif de limiter la dégradation des ressources naturelles en préservant la biodiversité du Complexe (Lamarque, 2004).

Aujourd'hui le PRW, fait partie du complexe WAP, « W-Arly-Pendjari » (figure 2). Ce système est constitué des parcs de la Pendjari, de l'Arly et de nombreuses entités aux statuts variés : Réserve partielle de Pama, Réserve Totale de Faune du Singou, la Réserve Totale de Faune de Tamou, la réserve partielle de Dosso ou encore des zones cynégétiques et plusieurs forêts classées.

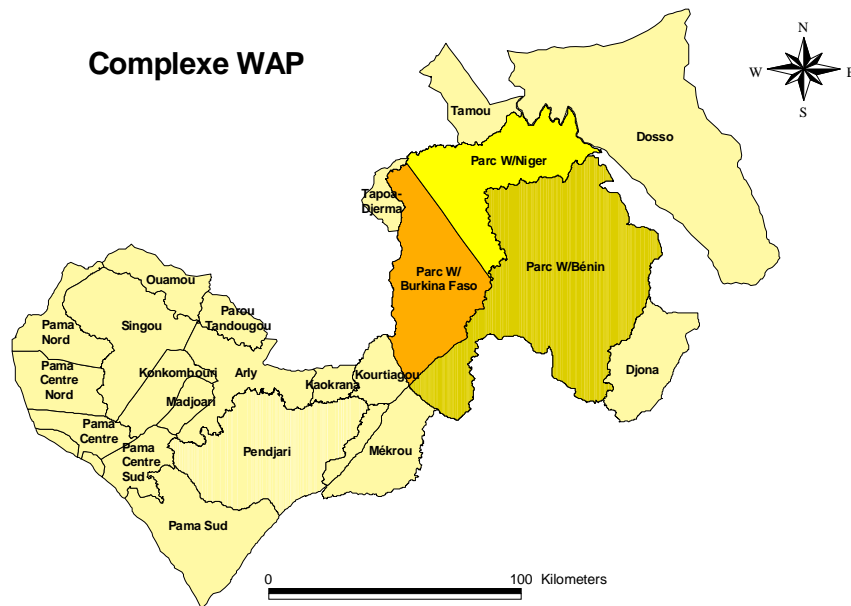


Figure 2 : carte du complexe WAP (parc W-parc d'Arli-parc de la Pendjari)

4.2 Climat

Situé dans le domaine sahélo-soudanien et soudanien, l'écosystème WAP est caractérisé par 3 saisons. De Novembre à fin Février, c'est la saison sèche froide, de Mars à Mai la saison sèche chaude et enfin de juin à Octobre la saison des pluies.

Durant la saison sèche froide souffle un vent froid et sec venant du Nord-Est, l'harmattan. Ce vent est à l'origine du dessèchement des herbacées et de la défoliation des ligneux. Pendant la saison des pluies souffle un vent de mousson provenant du Sud-Ouest.

On retiendra surtout 2 saisons, une saison sèche de novembre à avril et une saison des pluies de Juin à Octobre avec un pic des précipitations au milieu de l'été.

L'écosystème WAP est situé entre les isohyètes 600 et 1000 mm. La température moyenne annuelle à Diapaga est de 28°C et de 25 à 34°C à Kandi et de 30°C à Say avec des amplitudes thermiques moyennes de 10 à 15°C (Lamarque, 2004).

4.3 Habitat

4.3.1 Géologie

Le PRW est surtout caractérisé par une vaste pénéplaine parsemée d'affleurements cristallins qui comptent parmi les roches les plus anciennes de la planète. Les seuls reliefs de la zone sont la chaîne de l'Atakora et quelques escarpements.

Le complexe est largement dominé par des roches précambriennes et cambriennes, d'origine plutonique ou volcanique. La géologie en place est souvent masquée par des sols latéritiques épais, parfois jusqu'à constituer des cuirasses imperméables et très dures, qui ont des conséquences importantes sur l'écologie et la végétation. Le parc présente un paysage « ancien », très proche d'un équilibre érosion/dépôt (Lamarque, 2004).

4.3.2 Végétation

La végétation est marquée par l'abondance des herbacées et surtout de grandes graminées. Cependant cette dominance est dépendante des conditions topographiques et pédologiques locales qui permettent à de nombreuses espèces ligneuses, arbustives ou arborées, de se maintenir grâce à certaines adaptations nécessaires au passage des feux.

Le cortège floristique du complexe est surtout composé de savanes arbustives ou boisées.

La végétation ligneuse présente un gradient de densité du Nord au Sud, avec des galeries forestières le long des principales rivières.

Une carte provisoire de végétation du parc établie par le Programme ECOPAS, permet de découper grossièrement le parc en 3 zones de végétations :

- Le Nord du PRW est dominé par la savane arbustive à graminées annuelles, avec ponctuellement des faciès de graminées pérennes, qui présentent un intérêt pour la gestion du parc.
- Le tiers central du parc est dominé par la savane arbustive à boisée, à graminées pérennes, avec cependant la présence de faciès graminées annuelles surtout sur les cuirasses pouvant former de vastes zones peu recouvertes ou dénudées en saison sèche et autour des extrusions granitiques qui marquent le paysage.
- Le Sud du parc est surtout dominé par la savane boisée et arborée à graminées pérennes, sauf là où les cuirasses sont à la base d'une savane arbustive à graminées annuelles ou autour des massifs granitiques de l'Atakora et d'autres très nombreuses extrusions granitiques disséminées à travers cette partie du Parc (Lamarque, 2004).

4.3.3 Hydrographie

Le complexe présente un réseau hydrographique assez dense formé par le Niger, les rivières Tapoa, Mékrou, Komparagou, Pako et Alibori. La seule de ces rivières à contenir de l'eau toute l'année est la Mékrou (figure3).

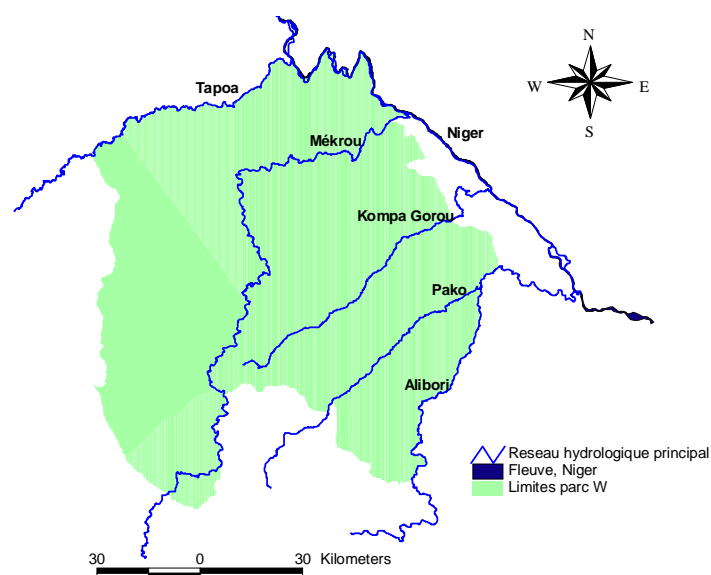


Figure 3 : réseau hydrographique du parc du W

5 Matériel et méthode

5.1 Les Colliers GPS-Argos

5.1.1 Le système GPS

Le Global Positioning System (GPS) est un système de localisation par satellite mis au point par le Département de la Défense des Etats-Unis. Les biologistes ont commencé à envisager l'utilisation de ce système pour le suivi d'animaux au début des années 1990, en raison du gain de précision de localisation apporté par rapport aux techniques couramment utilisées, comme le système Argos ou la radiolocalisation VHF (Cupal *et al.* 1993, Brun *et al.* 1994, Rodgers & Anson 1994).

Ce système utilise une constellation de 24 satellites actifs placés en orbite haute (un peu plus de 20.000 km). Ces satellites envoient en permanence des signaux qui permettent aux récepteurs GPS de calculer le temps apparent de propagation du signal (pseudorange) depuis le satellite, qui sert de point de référence précis. En utilisant les pseudorange provenant d'au moins 4 satellites, il est possible de calculer une position en 3 dimensions (3D). Si seulement 3 sont disponibles, l'information du 4e satellite manquant peut être remplacée par une estimation de l'altitude du récepteur (saisie manuellement ou calculée à partir des localisations précédentes), la localisation est alors calculée en 2 dimensions (2D).

La configuration géométrique des satellites, comme pour une triangulation classique, va influencer sur la précision de la localisation. La Dilution de Précision (DOP) fournit une mesure de la contribution de la géométrie des satellites à l'incertitude de localisation : une valeur de DOP faible correspond à une géométrie plus favorable des satellites.

5.1.2 Le système Argos

Mis en service en 1978 par le CNES (Centre National d'Etudes Spatiales), la NASA (National Aeronautics and Space Administration) et la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration), Argos est également un système de localisation et de collecte de données par satellite. Les principaux objectifs de ce système sont la surveillance, la protection et l'étude de l'environnement. Ce système permet à la fois de calculer la position d'objets mobiles et de recueillir certaines de leurs mesures transmises au moyen de petits émetteurs radio automatiques.

Le système Argos permet, dans le monde entier, de localiser des stations fixes ou mobiles équipées d'un émetteur compatible (appelées aussi plates formes ou PTT) et de collecter les messages émis par celles-ci. Les informations sont ensuite retransmises par Argos aux utilisateurs et utilisées dans de nombreuses applications comme l'observation des océans, la protection de la faune ou la surveillance des activités de pêche.

5.1.3 Les colliers de l'étude

Pour caractériser l'occupation spatiale et la mobilité des troupeaux, le projet dispose de données de localisation d'individus équipés de balises GPS. Les moyens alloués ont permis le déploiement de 15 colliers GPS-Argos.

Ces GPS de nouvelle génération ont une précision de l'ordre de 10 mètres. Ils ont une capacité d'enregistrement de 12.000 à 15.000 points, soit l'équivalent d'une localisation de

l'animal toutes les 30 minutes durant 12 mois consécutifs. Ces GPS peuvent être programmés avec des intervalles de temps compris entre 5 min et 6 h.

Les 15 colliers destinés à équiper les buffles du W ont été fournis par la firme Lotek Engineering Inc. (Canada) (figure 4). Ils sont de la gamme 4400. Le poids de l'équipement avec système de déclenchement automatique programmable du collier ne dépasse pas 1250 grammes.

Les colliers sont équipés d'un émetteur VHF dont les fréquences sont comprises entre 148.500Mhz et 149.500Mhz.

Chaque collier est muni d'un système de libération automatique : au terme de l'étude (48 semaines en l'occurrence), le collier tombe automatiquement au sol et peut être récupéré. Le système de libération est également télécommandable pour retrait anticipé en cas de problème.

Les GPS sont équipés d'un modem de radio communication UHF pour télécharger les données GPS (à une distance de 1 à 2 Km) et reprogrammer les récepteurs GPS.

Pour faciliter le suivi en temps réel des animaux et le téléchargement des données GPS sur le terrain, une balise Argos émettant à intervalles de 7 jours est associée à chaque collier. Cette balise transmet les 3 à 9 dernières localisations acquises par le GPS, tous les 7 jours.



Figure 4 : modèles de colliers GPS-Argos

Chaque collier est en outre équipé des capteurs suivants :

- un capteur d'activité bi-directionnel (haut-bas et droite-gauche) permettant une mesure d'activité toutes les 5 minutes. Les données issues de ce capteur sont stockées en mémoire et téléchargeables par le modem radio UHF;
- un capteur de température extérieure. Les données issues de ce capteur sont stockées en mémoire et téléchargeables par le modem radio.
- un capteur de mortalité permettant de savoir si l'animal est mort par la mise en route automatique d'un signal d'alarme émis par l'émetteur VHF après 24 heures d'inactivité de l'animal.

5.1.4 Déploiement des colliers sur le terrain

En mars 2007, un comptage aérien de cinq jours à l'échelle du Parc W a permis de localiser les zones de concentration des troupeaux de buffles, et d'asseoir un protocole d'échantillonnage représentatif de la distribution de la population à cette époque précise de l'année. L'effectif des buffles du Parc W est estimé à 3000 têtes, la taille moyenne des groupes à cette saison étant de 25 têtes.

Dans la foulée, une opération de capture et de pose de colliers a été menée par voie aérienne, au moyen d'un hélicoptère, et d'avions légers d'observation mis à disposition par l'armée nigérienne et burkinabé.

L'étude n'a délibérément ciblé que des individus adultes, au sein de troupeaux reproducteurs, plus représentatifs des mouvements d'ensemble. Compte tenu des phénomènes attendus de séparation périodique du troupeau en sous-groupes, on a cherché, autant que possible, à équiper deux individus par troupeau, un mâle et une femelle.

Du 07 au 13 mars 2007, 17 buffles (9 mâles, 8 femelles) ont été équipés de colliers GPS-Argos pour une première session de 11 mois (48 semaines – **Session 2007A**). Les colliers ont été répartis dans 10 troupeaux distribués dans les zones de concentration du Parc (3 sites répartis sur 10.000 km² : zone Nord, zone centrale et Point-Triple). On estime que cet échantillon de 10 troupeaux représente un peu moins de 10% du nombre total de troupeaux évoluant dans le parc W à cette période de l'année.

Au fil des mois, les composants de plusieurs colliers se sont détériorés : sangle, balise Argos, unité GPS, Modem UHF (cfer Tableau 4 page 18). Ce sont les mâles en particulier qui ont fortement détérioré leurs colliers au cours de la période de rut. Un renforcement du dispositif de suivi télémétrique de trois des troupeaux a été nécessaire avant le terme de la première session de suivi. En effet, au vu du taux de pertes en matériel, le suivi des déplacements de ces troupeaux par un seul collier au lieu de deux exposait les protocoles associés à une rupture de continuité. Une seconde opération de capture a été effectuée fin 2007 (du 19 novembre au 02 décembre – **Session 2007B**). Deux buffles ont été immobilisés et équipés dans les troupeaux 1 et 5, ces derniers faisant l'objet de protocoles associés sur deux ans (collectes de bouses, reconstitutions de trajets).

Le dispositif de suivi déployé début 2007 pour 11 mois (session 2007A) sur les zones de concentration des troupeaux en saison sèche a permis d'appréhender la mobilité de plusieurs troupeaux à l'échelle du Parc W. Ce dispositif de suivi régional, bien que nécessaire en première approche, s'est avéré coûteux et peu adapté à la mise en œuvre d'un suivi fin et innovant des déterminants, et à l'exploitation optimale des potentialités des technologies employées. C'est pourquoi le dispositif de suivi 2008 a été recentré sur un nombre plus restreint de troupeaux dans deux sites au lieu de trois (Secteur Nord et Centre). La troisième et dernière opération de capture a été menée du 21 mars au 01 avril 2008 (**Session 2008A**). Sept buffles (6 femelles, 1 mâle) ont été équipés de colliers GPS-Argos pour une session de 11 mois (48 semaines). Le dispositif de suivi des troupeaux 1 et 5 a été renforcé par la pose de trois colliers. Les quatre autres colliers ont été posés dans le secteur Centre dans trois troupeaux distincts. Dans ce secteur, la rupture de continuité du suivi entre la session 2007A et 2008A ne nous permet pas d'affirmer que des troupeaux de première année ont été rééquipés.

5.1.5 Programmation des réceptions GPS

La très grande qualité des enregistrements GPS qu'il est possible d'acquérir en zone de savane du fait du faible recouvrement ligneux et les récents développements des méthodes d'analyses ouvrent la perspective d'une compréhension fine des déterminants de la mobilité de ces animaux, de l'échelle journalière à l'échelle saisonnière.

Pour ce faire, les GPS de la session 2007A ont été programmés pour acquérir des localisations à deux échelles de temps : une localisation toute les 3 heures en continu et une localisation toutes les 5 minutes durant trois jours, à raison d'une fois par mois.

Les localisations GPS acquises à intervalles de trois heures durant onze mois fournissent des informations de choix sur le domaine vital des troupeaux, et leurs déplacements saisonniers. Ces informations sont également destinées à être croisées avec des données satellitaires produites par la Nasa ou l'Agence Spatiale Européenne et en libre accès sur Internet, telles que la distribution spatio-temporelle des feux de brousse, de la pluviométrie, ou de la production primaire (repousses herbacées et ligneuses).

Les localisations GPS acquises périodiquement à intervalles de cinq minutes et durant trois jours (du jeudi midi au dimanche midi) permettent d'appréhender plus finement l'activité et le comportement de l'animal, au travers la reconstitution de trajets parcourus.

A l'occasion des sessions de suivi 2007B et 2008A, les GPS ont été reprogrammés différemment.

Pour la session 2007B, la fréquence d'acquisition des périodes de tracking intensif a été ramenée de 1 point par 5 minutes à 1 point par 10 minutes, et celle des périodes de tracking extensif a été augmentée de 1 point par 3 heures à 1 point par heure.

En effet, une analyse préliminaire des données acquises durant la session 2007A a montré que les points toutes les cinq minutes sont si fortement corrélés spatialement que l'information supplémentaire qu'ils apportent par rapport à des points toutes les dix minutes est marginale, alors qu'ils nécessitent une consommation double. Par ailleurs, un espacement de 3 h heures entre les points de tracking extensif est apparu un peu trop important pour appréhender finement les règles d'inférence permettant d'interpréter le comportement de déplacement à cette faible fréquence sur la base des résultats obtenus à haute fréquence.

Pour la session 2008A, plus courte (8 mois au lieu de 11), la fréquence d'acquisition des périodes de tracking intensif a été maintenue 10 minutes, et celle des périodes de tracking extensif ramenée à un point par ½ heure.

5.1.6 Programmation des émissions Argos

Pour éviter de perdre les animaux marqués, faciliter leur suivi et le téléchargement des données GPS sur le terrain, la balise Argos est associée à chaque collier transmet chaque lundi les 6 à 8 dernières positions des colliers.

5.2 Reconstitution de trajets

Dans notre étude, est appelé « **trajet** », la succession des 434 points GPS collectés par le collier du buffle pendant la phase d'acquisition à 10 minutes. Ces points forment l'unité « trajet » à reconstituer.

Voici concrètement un exemple de cartographie d'un des trajets de 72h du troupeau 1 (figure 4) :

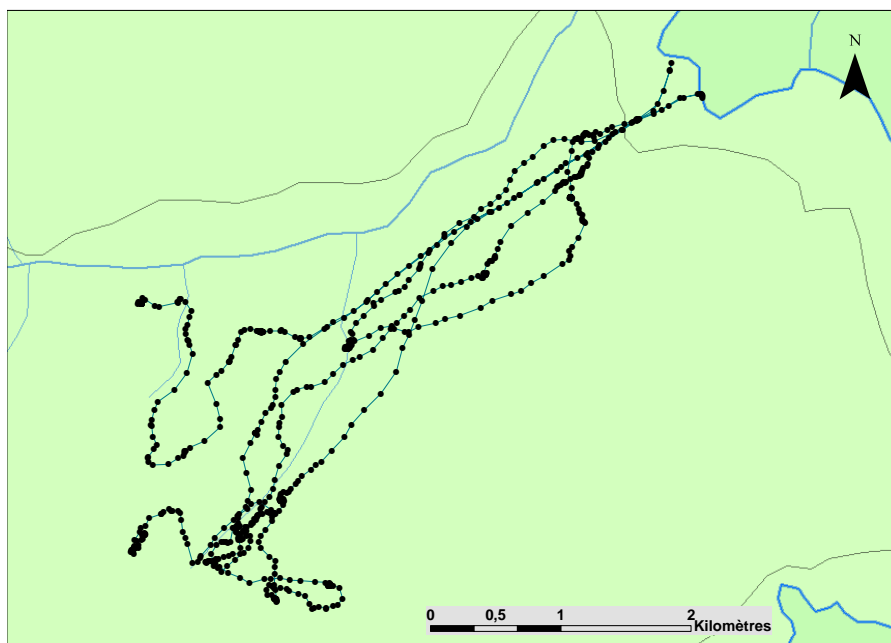


Figure 4 : cartographie sous ArcView d'un des trajets du troupeau 1

La reconstitution d'un trajet consiste à repasser à pied dans les traces de l'animal, et caractériser en chaque point le milieu traversé, et l'activité supposée, sur base des indices qu'il y a laissés.

Une partie des sessions d'acquisition GPS à haute fréquence a fait l'objet de reconstitutions à postériori.

5.2.1 Protocoles de terrain

5.2.1.1 Déchargements des colliers (modem UHF)

La première étape consiste à localiser l'individu portant le collier à décharger. Cette opération a lieu dès que possible au terme de la session à reconstituer (le dimanche après-midi, ou le lundi).

Le secteur supposément occupé par le troupeau est balayé à l'aide d'un récepteur VHF depuis un véhicule 4x4 le long des pistes, et à pied depuis des promontoires naturels (collines, crêtes). Selon la configuration des lieux, l'émetteur VHF du collier permet de localiser l'animal dans un rayon approximatif de 1 à 5 kilomètres. Si le troupeau n'est pas localisable, les 6 à 8 localisations GPS transmises par Argos chaque lundi peuvent être communiquées à l'équipe terrain depuis Montpellier.

Les données GPS et les données des capteurs associés (activité, température) stockées dans la mémoire du collier sont déchargées au moyen d'un terminal (Handheld Connection Unit) par une connexion Modem (UHF) à distance. La transition des données est optimale à une distance inférieure au kilomètre (transfert de 10 localisations par seconde).

Au retour du terrain, les données GPS stockées sur le terminal sont déchargées sur un ordinateur au moyen du logiciel © *GPS Plus* fourni par la firme *Lotek Wireless*, et exportées au format Ascii. Les données sont ensuite mise en forme sous Excel et intégrées à une base de données géoréférencées (© *ArcView 3.2.*).

5.2.1.2 Recueil des données de reconstitution

Les indices (traces, indices de consommation, ...) laissés par l'animal s'altèrent rapidement après le passage de l'animal, et les caractéristiques du milieu peuvent évoluer rapidement, surtout en période de feux de brousse, et en saison pluvieuse. C'est pourquoi la reconstitution d'un trajet doit idéalement avoir lieu au plus tôt après le passage de l'animal.

L'acquisition d'une localisation GPS toutes les 10 minutes durant 72 heures totalise 434 données.

Cette valeur est à considérer comme un maximum : comme nous le verrons plus loin, le taux d'acquisition d'un GPS est rarement de 100%. Chaque localisation est identifiée par un numéro d'identification unique (ID) qui sert de référence pour toutes les analyses s'y rapportant.

Les données du trajet sont chargées dans un GPS manuel, à l'aide duquel le parcours de l'animal est reconstitué. Le trajet est reconstitué par deux équipes de trois personnes, chacune étant composée d'un chercheur, d'un botaniste local, et d'un garde armé.

Chaque station est photographiée, et décrite par un relevé systématique de plusieurs variables :

- type de milieu (structure, topographie, type de sol, présence d'eau, visibilité) ;
- tapis herbacé (recouvrement, espèces dominantes, stade végétatif) ;
- ligneux accessibles et aux indices de consommation ;
- activité de l'animal.

Afin de rendre systématique le protocole et faciliter l'encodage et le traitement des données, une interface d'encodage a été créée à l'aide du logiciel © *Cybertracker* (figure 5). Cette interface est installée sur un ordinateur de poche (© *Trimble Recon*) connecté à un GPS.

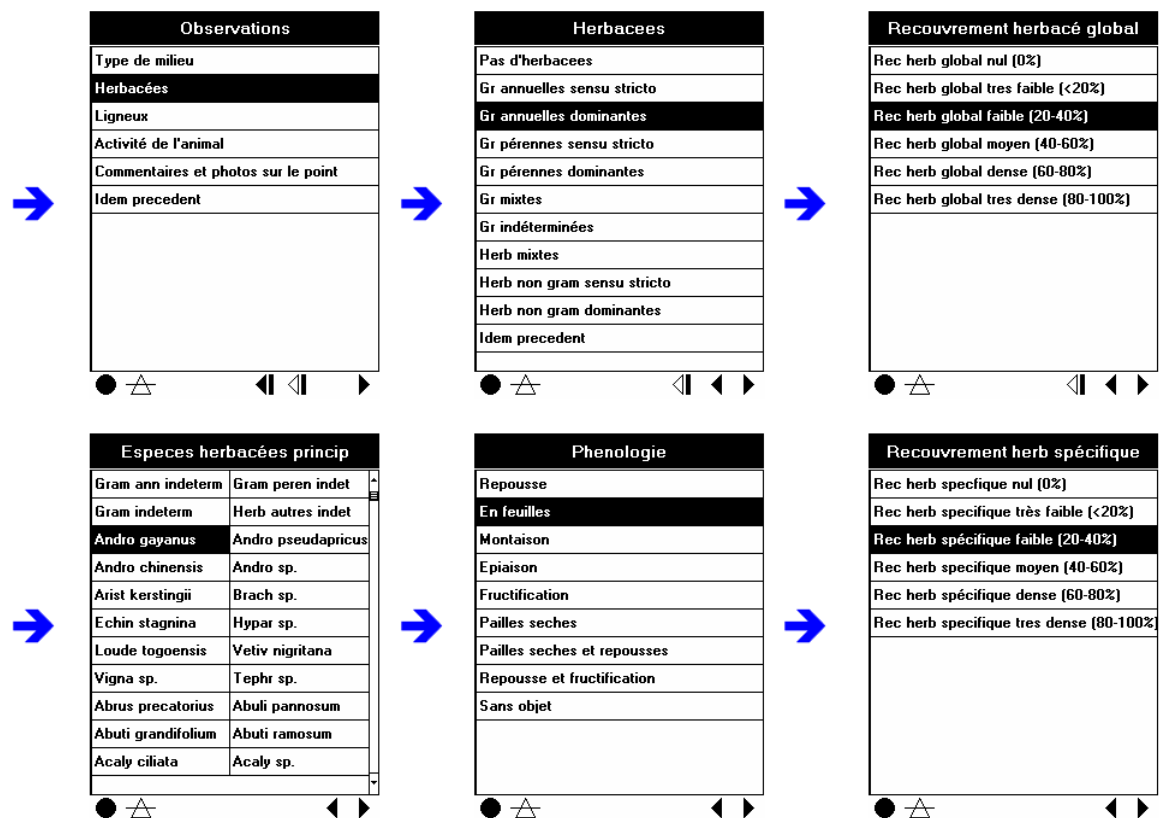


Figure 5 : exemple de séquence cybertracker

Selon l'accessibilité des lieux et la distance parcourue par le troupeau, la reconstitution proprement dite d'un trajet de 3 jours (434 points) nécessite 1 à 1,5 jours de terrain à deux équipes.

Une fois tout le trajet reconstitué, les données sont exportées du Pocket PC vers la base de données Cybertracker (fichier MDB). Les données sont ensuite exportées au format ASCII. Sous Excel, une macro développée en Visual Basic procède à leur mise en forme pour le traitement cartographique, graphique et statistique.

5.2.2 Troupeaux étudiés et durée de l'étude

Les reconstitutions que nous avons effectuées portent sur deux des onze troupeaux suivis (troupeaux n° 1 et 5). Situés dans le Nord du Parc Régional W, ces troupeaux font l'objet d'un suivi GPS sur deux années successives.

Le troupeau n°1, situé à l'Est du village « Tapoa » comprend les colliers 1134bis et 1130bis. Le troupeau n°5, plus au Sud-Ouest comprend les colliers 1121bis, 1129bis et 1133bis.

Dans le troupeau n°1, les reconstitutions ont porté sur le buffle 1134bis déployé en novembre 2007 (Session 2007B). Les taux d'acquisition de ce collier sont excellents et constants.

Dans le troupeau n°5, les reconstitutions ont tout d'abord porté sur le buffle 1121bis déployé en novembre 2007 (Session 2007B). Toutefois, ce collier a présenté des taux d'acquisition très faibles à compter de février 2008. Pour cette raison, il a été décidé de poursuivre les

reconstitutions du troupeau n°5 en s'appuyant sur le collier 1129bis, posé en mars 2008. Ces deux individus appartiennent au même troupeau et occupent le même domaine vital.

La période de notre étude s'étend de début décembre 2007 à mi-juillet 2008. Cette période est à cheval sur les 2 saisons (la saison sèche d'octobre à mai et la saison humide de juin à septembre).

Onze trajet ont été reconstitués dans le troupeau 1, et dix dans le troupeau n°5 entre mi-décembre 2007 et fin juillet 2008 (tableau 6).

Année				2007					2008																														
Mois				Decembre					Janvier				Fevrier				Mars					Avril					Mai				Juin					Juillet			
Semaine				39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	
Zone	N° troupeau	N° boucle	ID GPS	3/12	10/12	17/12	24/12	31/12	7/1	14/1	21/1	28/1	4/2	11/2	18/2	25/2	3/3	10/3	17/3	24/3	31/3	7/4	14/4	21/4	28/4	5/5	12/5	19/5	26/5	2/6	9/6	16/6	23/6	30/6	7/7	14/7	21/7	28/7	
Nord	1	20	1134bis																																				
		21	1130bis																																				
	5	19	1121bis																																				
		22	1133bis																																				
		25	1129bis																																				



Tableau 6: Calendrier d'acquisition des points et reconstitutions effectuées

5.3 Méthodes d'analyse des données

Chaque localisation peut être décrite,

- par des informations provenant du **collier GPS** de l'animal (activité de celui-ci, période de la journée),
- par des informations provenant de sa **caractérisation sur le terrain** (exposition, abrouissement, abondance de la végétation, visibilité).

5.3.1 Analyse descriptive

A l'aide de tableaux croisés dynamiques, de graphiques sous Excel et de cartographie sous ArcView, nous avons d'abord décrit l'activité journalière des individus suivis, afin de mieux percevoir la façon dont les phases d'activité et d'inactivité (en termes de nombre et de durée) se répartissent au cours de la journée, et au cours des saisons.

Les données issues des différentes reconstitutions de trajet ont été mises en commun. A l'aide de macros réalisées sous Excel, les données ont pu être homogénéisées et de nouvelles variables comme la vitesse et la distance calculées.

La distance (Δd_i) correspond à l'intervalle parcouru entre deux points successifs. Elle est exprimée en mètres et est calculée pour tous les points du trajet.

La vitesse (v_i) est calculée à partir du delta-d et du temps (Δt_i) entre les deux points correspondants. Dans le cadre des acquisitions dites intensives, les points GPS sont acquis toutes les dix minutes, le delta-t est alors égal à 10 min soit 0,17 h.

$$\text{Soit } v_i = \Delta d_i / \Delta t_i \text{ avec } \Delta d_i = d_i - d_{i-1} \quad \Delta t_i = t_i - t_{i-1}$$

Chaque point est alors caractérisé par une vitesse et une distance. Ces nouvelles variables vont permettre de caractériser le déplacement du buffle.

Lors des trackings intensifs, il arrive que l'acquisition ne soit pas complète, c'est-à-dire que quelques points à 10 min ne soient pas acquis. Dans ce cas, la distance Δd_i est biaisée et ne correspond plus à la vitesse entre deux points. C'est pourquoi pour éviter cette perte d'information, la vitesse sera considérée comme étant la principale variable des déplacements des buffles à l'échelle du trajet.

5.3.2 Analyse statistique

5.3.2.1 Les tests statistiques

A partir des hypothèses émises, nous avons essayé de mettre en évidence l'influence de différents facteurs sur l'utilisation journalière de l'habitat par les individus : facteurs **physiques** (structure, topographie, ..), facteurs **alimentaires** (proximité de l'eau, abondance de la végétation, indices de consommation) et facteur de **protection** (visibilité).

Pour mettre en évidence l'effet de ces variables sur l'activité journalière et saisonnière des troupeaux, les tests ont été réalisés à partir du logiciel de statistiques R.

Vu le grand nombre de variables à la fois qualitatives et quantitatives, les modèles additifs généralisés (« gam ») ont été choisis comme test statistique. Ce test consiste entre-autre à lisser les données et à tester l'effet de différentes variables sur une autre prédéfinie. La fenêtre de lissage est ajustable selon le jeu de données

5.3.2.2 Choix des caractéristiques du modèle

5.3.2.2.1 Les variables

La variable « vitesse » qui semble être la variable la plus représentative du déplacement des buffles, servira à travers plusieurs modèles statistiques à tester l'impact des variables explicatives liés aux facteurs cités ci-dessus. Celles-ci seront présentées et définies dans la partie résultat. La vitesse est donc la variable « expliquée » de notre modèle.

Pour que le modèle soit valable, les variables doivent être indépendantes l'une de l'autre. Par exemple « le passage du feu » et « le recouvrement herbacé global » ne peuvent pas être utilisés dans un même modèle, le recouvrement herbacé global est dépendant du passage du feu.

5.3.2.2.2 Le jeu de données

Le jeu de données utilisé pour ces tests comprend tous les trajets de la période d'étude. Cependant pour les tests sur les facteurs liés à l'alimentation, les données repos ont été retirées du jeu, car les données de stationnement ne donnent pas d'informations sur

l'alimentation. Pour réaliser le jeu « alimentation », tous les points ayant une distance avec le point précédent strictement inférieure à 25m ont été écartés.

5.3.2.2.3 Le choix de fenêtre de lissage

Les modèles additifs généralisés, « gam » permettent de choisir la fenêtre de lissage. Dans le cadre de notre étude, le choix de cette fenêtre se fera graphiquement :

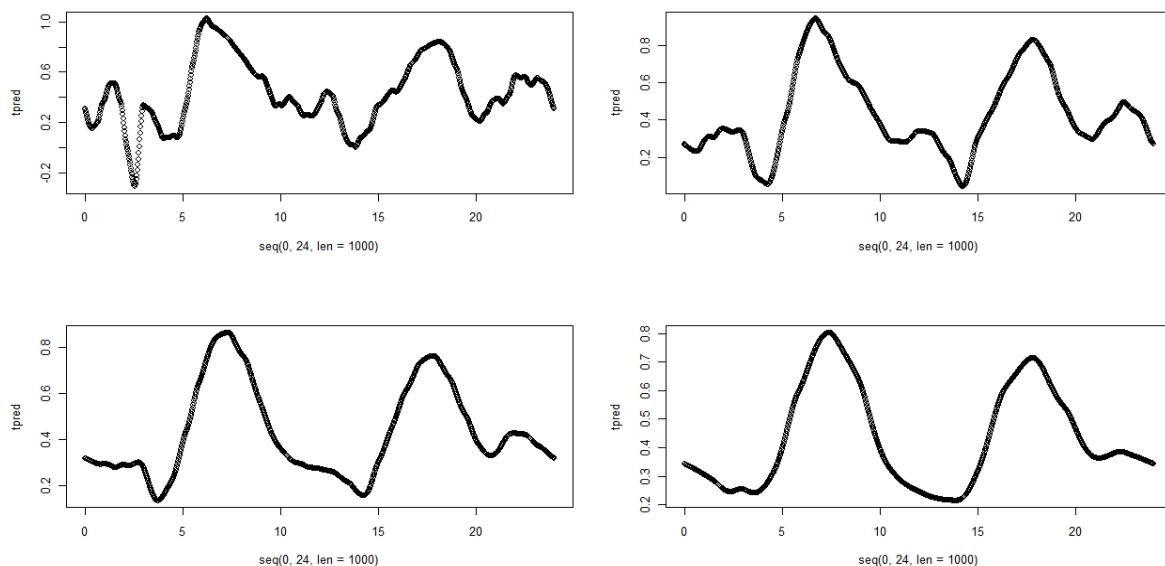


Figure 6 : évolution de la vitesse du buffle en fonction de l'heure à différentes fenêtres de lissage

Ci-dessus est présentée l'évolution de la vitesse du buffle en fonction de l'heure de la journée avec des fenêtres de lissage différentes. En comparant les différents pourcentages de lissage, 10% en haut à gauche, 20% en haut à droite, 30% en bas à gauche et enfin 40%, il a été choisi de conserver le troisième exemple.

En effet les tests se feront avec modèle ayant un span de 0, 3 (30%). Ce lissage permet de conserver l'allure générale tout en ne perdant pas trop de données. On aurait pu prendre un span égal à 0.4, mais dans ce cas on perd les légères variations d'activité de 0h-3h et de 11-14h30.

Toutes les données collectées sont référencées à un point, qui est renseigné par une date et une heure, allant de 0 à 24h. Pour l'ordinateur, 0h et 24h sont deux heures complètement différentes, les données ne sont donc pas cycliques. C'est pourquoi, il est judicieux au préalable de positionner tous ces points à l'intérieur d'un cercle permettant ainsi d'établir une correspondance entre 0 et 24h, indiquant au logiciel que 0h=24h.

Il est vrai que ce système influe sur la robustesse du test. On passe en effet d'un degré de liberté de un à deux. Cependant, cette robustesse n'entre en jeu que si les tests ne sortent pas significatifs, or ce n'est pas le cas ici.

6 Résultats

6.1 Robustesse des résultats

6.1.1 Performance des colliers GPS sur le terrain (taux d'acquisition)

Tableau 7 : Performance des colliers GPS : taux d'acquisition des colliers 1134bis, 1121bis et 1129bis sur la période d'étude

DATE	SET	TROUPEAU 1	TROUPEAU 5	
		1134bis	1121bis	1129bis
06/12/07	SET09D	100%		
13/12/07	SET10A		100%	
20/12/07	SET10B	98%		
27/12/07	SET10C		100%	
03/01/08	SET10D	100%		
10/01/08	SET11A		89%	
17/01/08	SET11B	100%		
24/01/08	SET11C		95%	
31/01/08	SET11D	100%		
07/02/08	SET12A		84%	
14/02/08	SET12B	100%		
21/02/08	SET12C		64%	
28/02/08	SET12D	100%		
06/03/08	SET13A		84%	
13/03/08	SET13B	100%		
20/03/08	SET13C		65%	
27/03/08	SET13D	100%		
03/04/08	SET14A		76%	100%
10/04/08	SET14B	100%		
17/04/08	SET14C		98%	100%
24/04/08	SET14D	100%		
01/05/08	SET15A		95%	85%
08/05/08	SET15B	100%		
15/05/08	SET15C		66%	86%
22/05/08	SET15D	100%		
29/05/08	SET16A		80%	94%
05/06/08	SET16B	100%		
12/06/08	SET16C		39%	79%

Ce tableau présente les taux d'acquisition des différents colliers utilisés pendant l'étude. Les trois colliers sont le 1134bis, le 1121bis et le 1129bis.

Le 1134bis conserve un très bon taux d'acquisition tout au long de l'étude, très proche des 100%. Le collier 1121bis présente un taux d'acquisition moyen plus faible (85%), lors de la session du 12/06/08, il n'est que de 39%. Enfin, le collier 1129bis présente lui un taux d'acquisition moyen de 91% (tableau 7).

6.1.2 Nombre de trajets reconstitués

Les trajets utilisés pour cette étude s'étendent de décembre 2007 à juillet 2008 (tableau 6).

Tableau 8 : nombre d'acquisition par collier et par troupeaux

Troupeaux	Colliers	Nb de trajets reconstitués	Nb de séquences d'acquisition	% de séquences reconstitués
1	1134bis	11	16	69%
5	1121bis	4	17	23,5%
5	1129bis	6	8	75%
5	1121bis +1129bis	10	17	59%
5+1		21	33	64%

Sur la totalité des séquences d'acquisition des colliers 1134bis et 1121bis-1129bis, 64% des trajets ont été reconstitués (tableau 8).

En moyenne les trajets ont été reconstitués 4 jours après le début de l'acquisition des points GPS. Celle-ci commençant le jeudi, les reconstitutions ont commencé en moyenne le lundi suivant, soit environ 12 heures après la fin de l'acquisition.

6.2 La vitesse, variable du déplacement du buffle

6.2.1 La vitesse au cours d'un trajet

Comme expliqué précédemment, la vitesse est la principale variable caractérisant le déplacement des buffles à l'échelle du trajet.

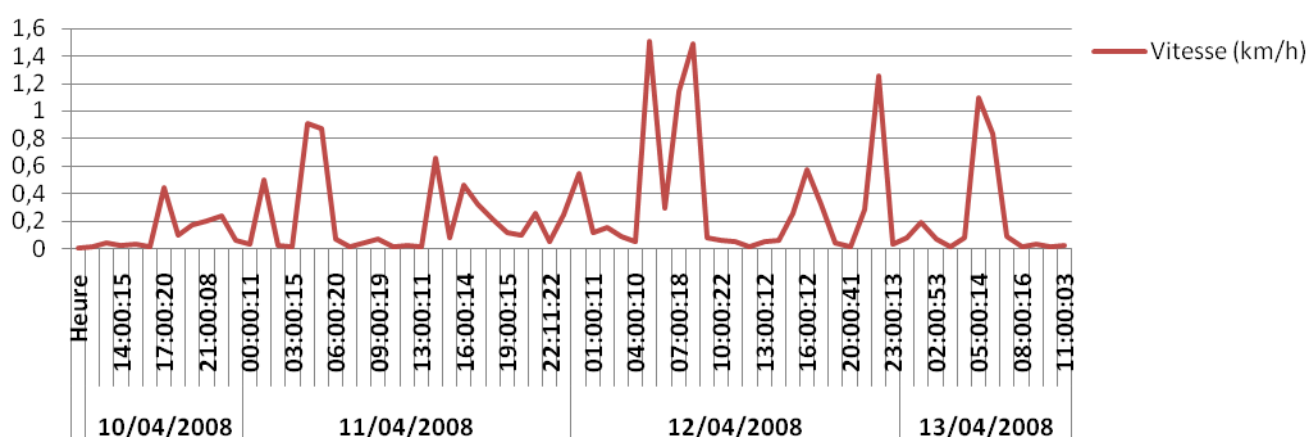


Figure 7 : Evolution de la vitesse en fonction de l'heure du trajet du 10/04/2008 (troupeau 1)

Le trajet est caractérisé par une forte variation de la vitesse. En effet, en 72h la vitesse évolue entre 0 et 1,5 km/h (figure 7). En mettant en commun toutes les reconstitutions, il est possible de mettre en évidence une rythmicité journalière (figure 8).

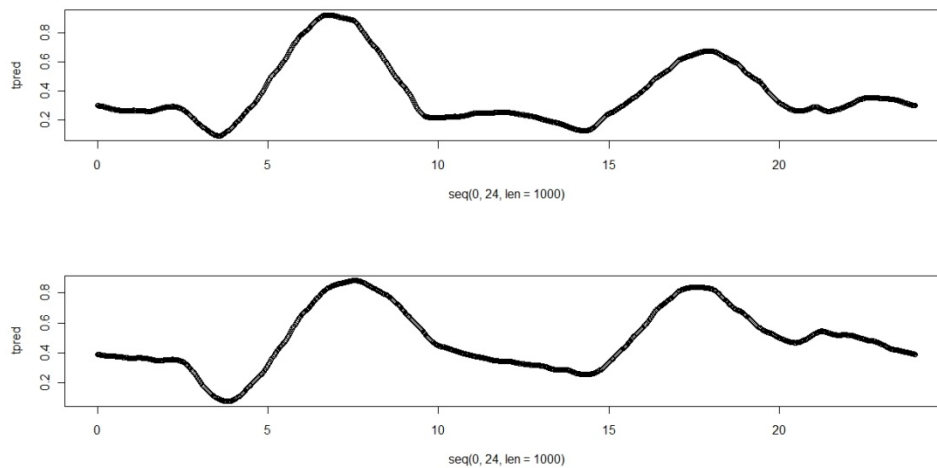


Figure 8 : Représentation graphique de l'évolution de la vitesse des buffles en fonction de l'heure, troupeau 1 en haut et troupeau 5 en bas

Cette figure est obtenue à partir d'un « GAM » (span égal à 30%). Elle représente la vitesse moyenne journalière par heure de tous les trajets reconstitués. Comme le montre cette figure, la vitesse de l'animal dépend de l'heure de la journée. De 6 à 9h et de 16 à 19h deux phases de vitesse élevée se dessinent, la vitesse moyenne est alors supérieure à 0,6km/h ; De 3 à 5h et de 10 à 15h (pour le troupeau 1), la vitesse moyenne est inférieure à 0,2km/h. Cette figure traduit une rythmicité journalière de l'évolution de la vitesse (figure 8).

6.2.2 La vitesse au cours de la saison

La vitesse varie au cours de la journée, mais évolue également au cours de l'année. Cette étude s'est déroulée à cheval sur la saison sèche et la saison des pluies. Les dates utilisées pour définir la période de chacune d'elles, ont été fixées à partir des données météorologiques collectées à la station de la Tapoa. La première grosse pluie a eu lieu le 21 mai 2008. C'est cette date qui marquera le passage de la saison sèche à la saison des pluies, tout au long de notre étude.

Ci-dessous sont présentées les vitesses moyennes par trajet des différents troupeaux au cours de la période d'étude.

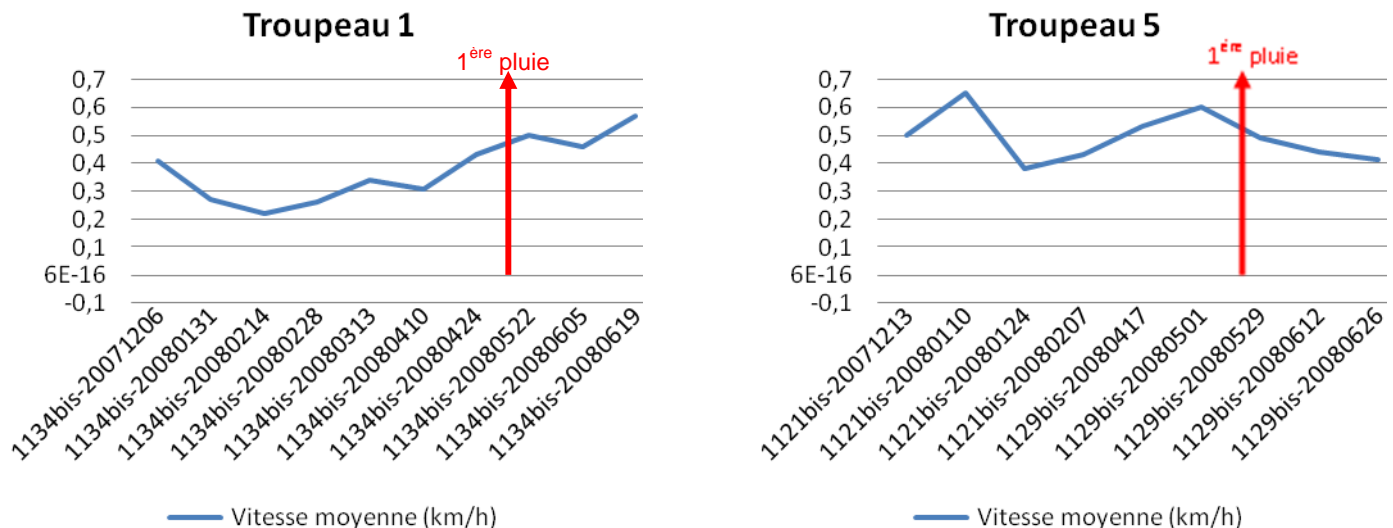


Figure 9 : Evolution de la vitesse moyenne (km/h) par trajet des troupeaux 1 et 5

La tendance générale n'est pas similaire pour les deux troupeaux. La vitesse moyenne par trajet du troupeau 1 a tendance à augmenter au cours de la période d'étude, elle est de 0,22 km/h en février et de presque 0,57 km/h à la mi-juin, alors qu'aux mêmes périodes le troupeau 5 présente respectivement une vitesse moyenne de 0,43 et 0,41 km/h (figure 9).

Pour mettre en évidence, la variation de vitesse au cours de la période d'étude, l'effet simple de la saison a été testé :

H_0 : la saison sèche ou humide n'a pas d'effet sur la vitesse des buffles des troupeaux 1 et 5.

```
> mod1=gam(Vitkmh ~lo(cosdif,sindif,span=0.3)+Saison, data=vitna)
> mod2=gam(Vitkmh ~lo(cosdif,sindif,span=0.3), data=vitna)
> anova(mod1,mod2)
Analysis of Deviance Table
```

Model 1: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) + Saison

Model 2: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3)

Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)

1 7739.9 2279.04

2 7740.9 2293.61 -1.0 -14.57 **2.003e-12<<0,05**

P est inférieure à 0,05, on rejette H_0 , la saison a un effet significatif sur la vitesse des buffles des troupeaux 1 et 5.

```
>plot(mod1,ask=T)
```

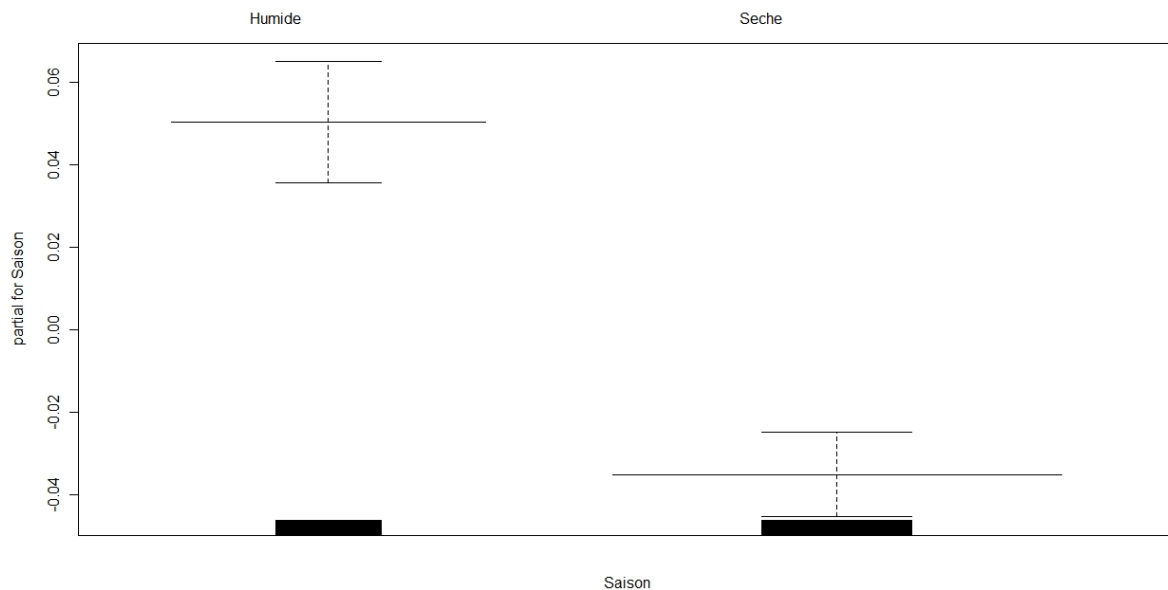


Figure 10 : Représentation graphique de l'effet de la saison sur la vitesse

L'axe des ordonnées quantifie l'effet de la variable « saison » sur la vitesse des buffles. La saison sèche présente un effet négatif sur la vitesse, c'est-à-dire qu'en saison sèche la vitesse des buffles est inférieure à celle en saison humide (figure).

6.3 L'activité du buffle

Lors des reconstitutions de trajet, chaque point a été caractérisé par un type d'activité.. Les principaux types définis à priori sont : le transit, l'alimentation, le stationnement et l'abreuvement. L'attribution de ces types d'activité est basée sur les indices présents sur le terrain et confirmé ensuite par le tracé du trajet (*ArcPad*).

6.3.1 Les variables d'activité

Afin de s'entendre sur le vocabulaire utilisé dans la suite de l'étude, voici à quoi correspondent les différents types d'activité :

Quand les **buffles transitent**, ils sont en déplacement, ils évoluent d'un point A vers un point B. Ils sont alors généralement placés les uns derrière les autres en colonne rectiligne permettant de marcher à une vitesse relativement élevée.

Quand le **buffle s'alimente**, il se déplace en ordre dispersé. Cette méthode permet d'optimiser la recherche de nourriture.

Quand le **buffle est en stationnement** cela signifie qu'il se repose ou qu'il est en train de ruminer. Tout le troupeau est alors présent dans un faible périmètre. Pendant ces phases, des déplacements de courte distance sont possibles et une recherche alimentaire n'est pas exclue, mais celle-ci est beaucoup moins marquée.

6.3.2 Caractérisation des types d'activité

- **Transit**

Le buffle est supposé en **transit** quand les points sont très espacés entre eux, que le tracé est relativement rectiligne (figure 11c) et que les indices sur le terrain le confirment : présence d'un chemin bien marqué au sol, témoin que les buffles se suivent les uns derrière les autres.

- **Alimentation**

L'**alimentation** du buffle est supposée lorsque le tracé forme des boucles témoignant la recherche de nourriture (figure 11a) et que des indices de prélèvement de végétation sont présents sur le terrain (traces d'abrouissement sur les herbacées, section de rameaux ligneux...).

- **Stationnement**

Le buffle est supposé en **stationnement** quand une succession de points se situe au même endroit ou à moins de 15 mètres les uns des autres (précision du GPS) (figure 11b) et que des traces de stationnement sont présentes sur la zone (nombreuses bouses, traces d'animaux couchés sur le sol...). Parfois les indices d'alimentation et de repos se sont superposés, c'est pourquoi pour un souci de précision l'activité « Stationnement et alimentation » a été conservée.

- **Abreuvement**

La présence d'eau sur le point, ainsi que des traces de sabots de buffles dans la boue permettent de supposer que le buffle a bu.

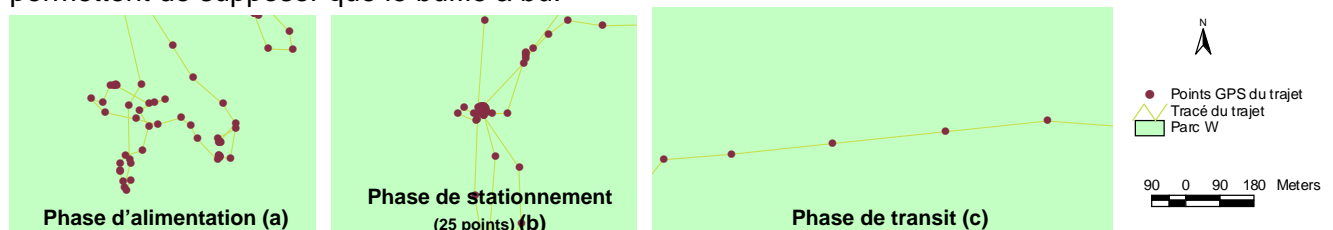


Figure 11 : représentation cartographie des différents types d'activité sur le tracé d'un trajet (ArcView)

Parfois les indices ne sont pas assez importants pour pouvoir attribuer clairement un type d'activité à un point, dans ce cas le type d'activité est suivi d'un « ? », qui représente l'incertitude de l'observateur.

6.3.3 Vitesse et type d'activité

Chaque point est alors associé à une vitesse et à un type d'activité. 8 types d'activité sont donc possibles : Transit, Transit ?, Alimentation, Alimentation ?, Stationnement, Stationnement ?, Abreuvement, Abreuvement ?.

Ci-dessous (figure 12), sont représentés les moyennes de vitesse par type d'activité : en bleu la vitesse moyenne des points dont la caractérisation est considérée fiable par l'observateur et en rouge la vitesse moyenne du jeu de données complet (avec les points ayant une activité supposée).

La vitesse moyenne d'abreuvement n'est pas présentée.

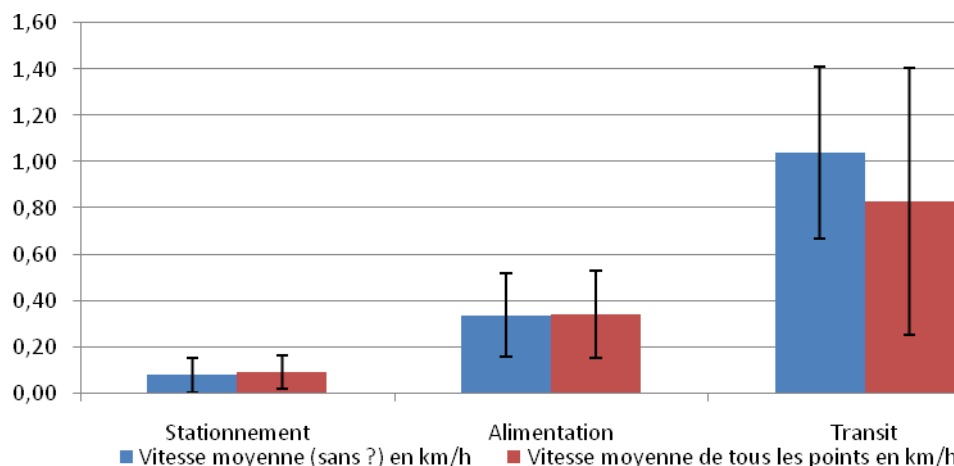


Figure 12 : Représentation graphique des vitesses moyenne par type d'activité des troupeaux 1 et 5 confondus

A partir des points considérés fiables, la vitesse moyenne du stationnement est de 0,08 km/h, celle de l'alimentation de 0,34 km/h et enfin celle du transit de 1,04 km/h. Ces moyennes présentent d'importants écarts types qui sont respectivement de 0,15, 0,36 et 0,74. En rouge est présenté le jeu complet. On remarque que les différences avec le jeu considéré fiable sont faibles, sauf pour les données de transit (figure 12). La vitesse de la variable « stationnement et alimentation » (non représentée ici) est de 0,08km/h. Au vu de la faible différence entre cette variable et la variable « stationnement », les deux variables ont été groupées en une même variable en « stationnement ».

6.3.4 Relation entre la vitesse et le type d'activité

A partir du modèle précédemment obtenu, on teste l'effet de l'activité sur la vitesse :

H_0 : L'activité du buffle n'a pas d'effet significatif sur sa vitesse.

```
> mod1=gam(Vitkmh ~lo(cosdif,sindif,span=0.3)+Saison+Activite, data=vitna)
> mod2=gam(Vitkmh ~lo(cosdif,sindif,span=0.3)+Saison, data=vitna)
> anova(mod1,mod2)
Analysis of Deviance Table
```

Model 1: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) + Saison + Activite

Model 2: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) + Saison

	Resid. Df	Resid. Dev	Df	Deviance	P(> Chi)
1	7734.9	1715.32			
2	7739.9	2279.04	-5.0	-563.72	0.00<<<<0,05

P est nettement inférieure à 0,05, la vitesse du buffle est donc influencée par son activité.

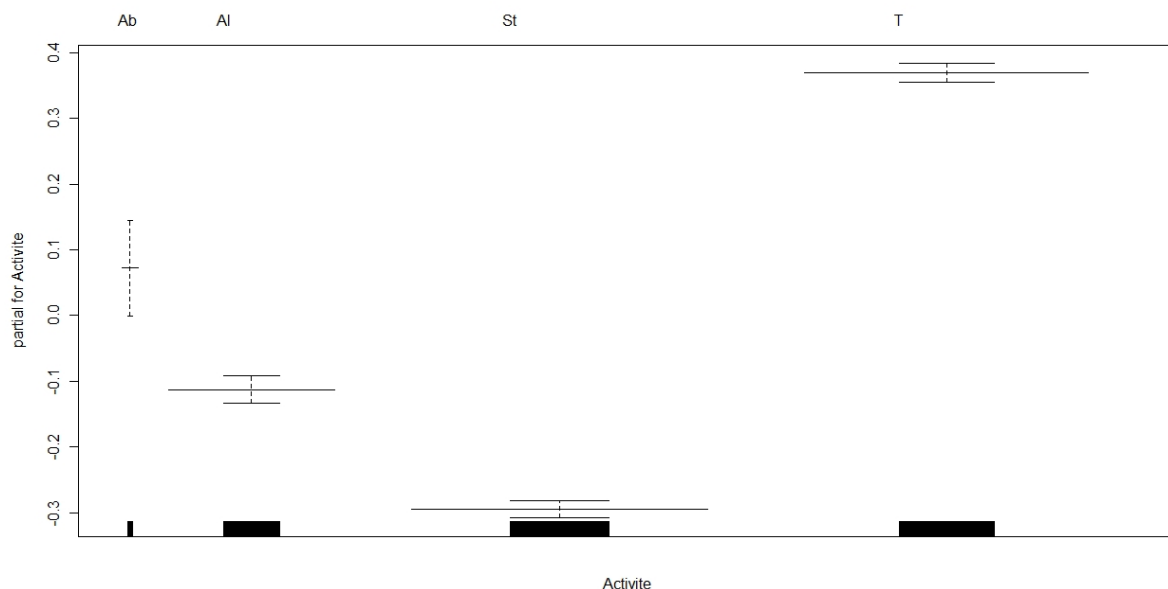


Figure 13 : Représentation graphique de l'effet de l'activité sur la vitesse du buffle, Ab :abreuvement ; Al :alimentation ;St :stationnement ; T :transit

La figure 13 prend en compte tout le jeu de données. Contrairement au transit, l'alimentation et le stationnement présentent un effet négatif sur la vitesse de l'animal (figure 13). Lors d'une phase de transit l'animal présente une vitesse supérieure à celle d'une phase d'alimentation et la vitesse d'alimentation est elle-même supérieure à celle du stationnement.

La vitesse est donc un bon indicateur du déplacement du buffle et du type d'activité

6.4 Les rythmes d'activité

Dans la suite de l'étude les troupeaux 1 et 5 seront traités séparément.

6.4.1 A l'échelle de la saison

A partir des indices présents sur les points du trajet, un type d'activité a été associé à chaque point. Tout au long de la période d'étude, la proportion de temps passé à chaque type d'activité est mesurée par trajet.

6.4.1.1 Proportion du type d'activité

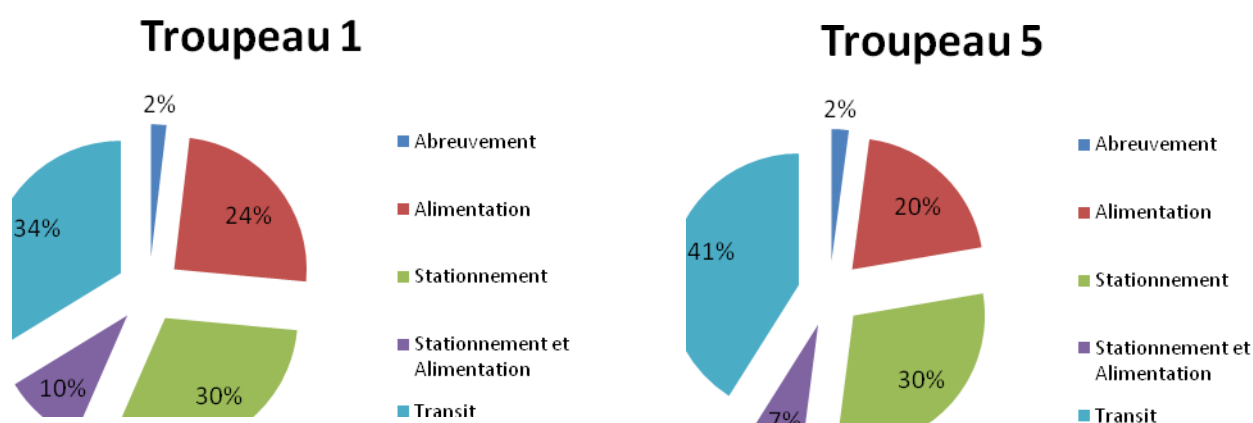


Figure 14 : représentation graphique globale de la proportion des différents types d'activité des buffles du troupeau 1 et 5.

Les graphiques ci-dessus présentent la proportion moyenne de chaque type d'activité durant tout la période d'étude et par troupeau. On remarque que les proportions sont quasiment similaires, mis à part que le temps de transit est plus important pour le troupeau 5, 41% contre 34% pour le troupeau 1. L'abreuvement ne correspond qu'à 2% du temps. Au vu des résultats obtenus précédemment, « stationnement et alimentation » sera associé à « stationnement ». Alors, 37 à 40% de leur temps est consacré au stationnement. L'alimentation est le type d'activité le moins représenté, entre 20 et 24%, alors que les phases de transit et de stationnement se disputent la première place et correspondent à 34 à 41% pour le transit et à 37 à 40% pour le stationnement.

6.4.1.2 Evolution du rythme d'activité au cours des trajets

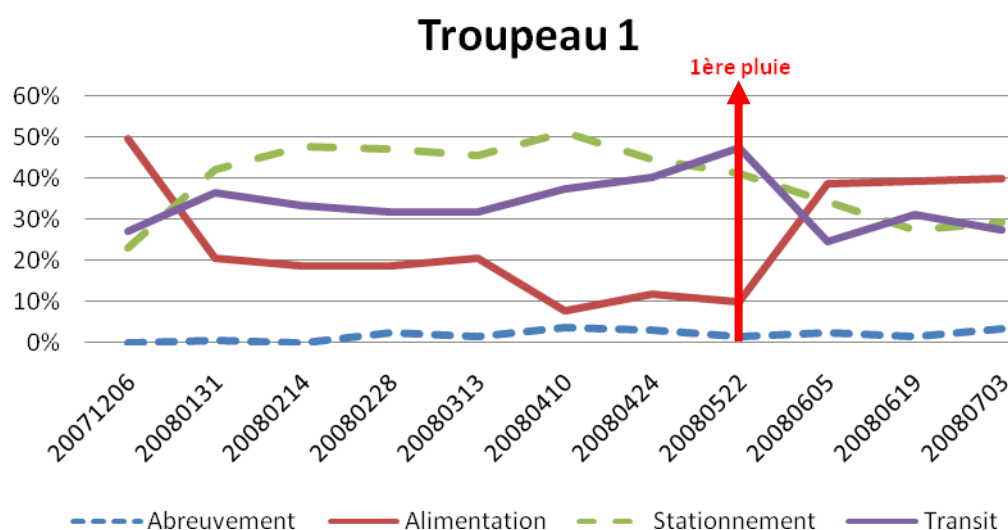


Figure 15 : Représentation graphique de l'évolution du pourcentage consacré à chaque type d'activité au cours des différents trajets du troupeau 1

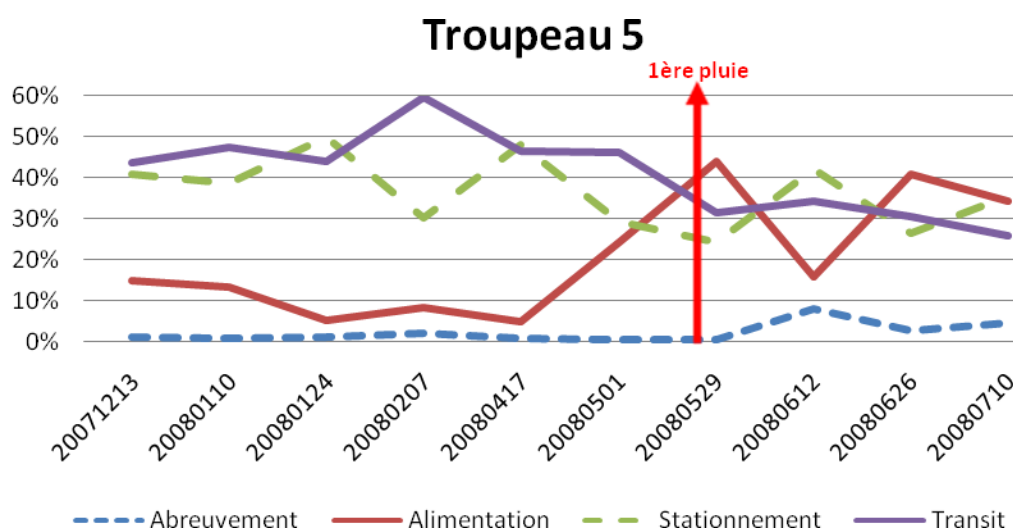


Figure 16 : Représentation graphique de l'évolution du pourcentage consacré à chaque type d'activité au cours des différents trajets du troupeau 5

Les mêmes tendances ressortent pour les deux troupeaux, seule l'évolution du taux d'alimentation diffère. Il est vrai que les tendances sont inversées : le taux d'alimentation du troupeau 1 diminue jusqu'à la première pluie et augmente ensuite, cette évolution est opposée à celle du troupeau 5. Cependant leur évolution moyenne est commune : avant la première pluie le taux moyen d'alimentation est de 21% pour le troupeau 1 et de 24% pour le troupeau 5, après la première pluie le taux moyen est de 32% pour le troupeau 1 contre 34% pour le troupeau 5. Alors, en général le taux d'alimentation est plus important après la première pluie.

Le taux de transit diminue au cours de l'année pour les deux troupeaux, à partir du 21 mai (1^{ère} pluie) la tendance s'accroît pour le troupeau 1. Avant les pluies le taux de transit est 34% pour le troupeau 1 et de 48% pour le troupeau 5, alors qu'après le 21 mai elle est respectivement de 33 et 30%.

De la même façon, le taux de stationnement tend à légèrement diminuer tout au long des trajets. En moyenne le taux de stationnement est compris entre 33 et 43% avant la première pluie, et entre 32 et 40% après (figures 15 et 16).

6.4.2 A l'échelle de la journée

La journée d'un buffle est ponctuée par une succession de plusieurs phases d'activité. Une même journée comporte plusieurs phases de stationnement, d'alimentation et de transit. D'après les résultats précédents, la vitesse semble être une variable intégrative de l'activité du buffle. Selon la vitesse du buffle, il est possible d'avoir une idée sur son activité.

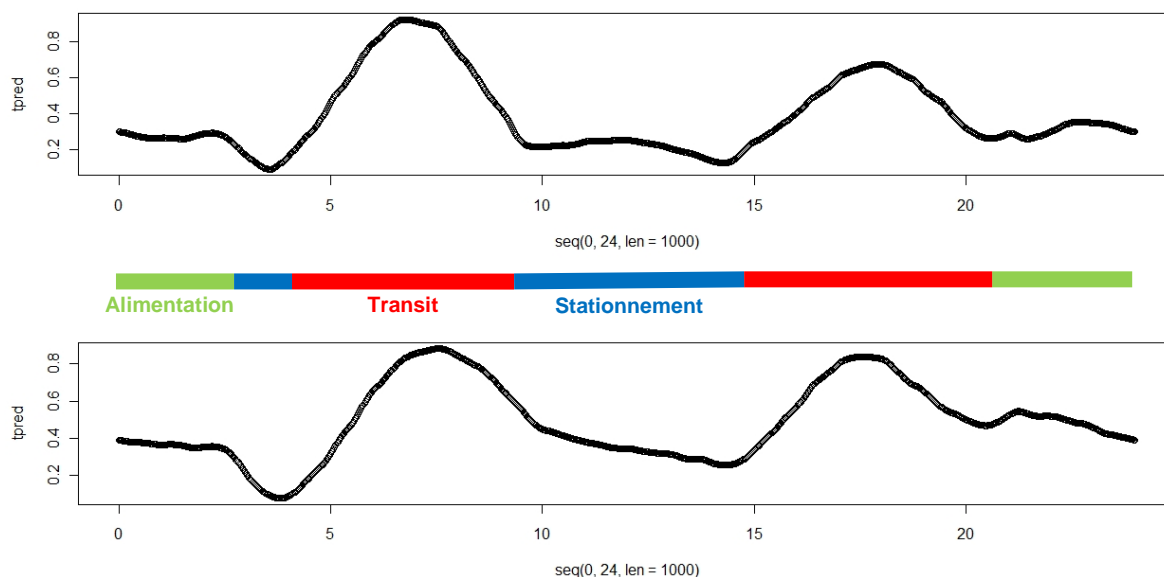


Figure 17 : Représentation graphique de l'évolution journalière de la vitesse des buffles du troupeau 1 en haut et 5 en bas

A partir des vitesses journalières, on peut avoir une idée des grandes phases d'activité du buffle. Les principales sont représentées par la barre de couleur, une couleur correspondant à un type d'activité. La principale phase de stationnement a lieu de 9h30 à 14h. Elle est entourée par les deux principales phases de transit. Quant aux phases d'alimentation elles sont surtout réalisées la nuit (figure 17).

6.5 Les facteurs explicatifs des variations de vitesse et donc d'activité

6.5.1 Les facteurs alimentaires

6.5.1.1 L'eau

- Graph distance à l'eau → Daniel

6.5.1.2 Le disponible alimentaire

Comme expliqué précédemment le buffle est un herbivore, il se nourrit donc essentiellement d'herbacées. Selon la saison, la strate herbacée est constituée de plus ou moins d'herbacées vertes ou pailles.

6.5.1.2.1 Le recouvrement en herbacées vertes et en herbacées pailles

Pour quantifier la distribution de chacune d'elles par trajet, un indice de recouvrement en herbacées vertes et pailles a été défini à partir des classes de recouvrement. Une moyenne

pondérée par trajet et par type d'herbacée a été calculée à partir du nombre de valeurs par classe de recouvrement.

Un coefficient a été attribué à chaque classe de recouvrement :

$$\text{Indice de recouvrement en herbacées (vertes ou pailles)} = \frac{0 \cdot u_i \cdot cl0 + 1 \cdot v_i \cdot cl1 + 2 \cdot w_i \cdot cl2 + 3 \cdot x_i \cdot cl3 + 4 \cdot y_i \cdot cl4 + 5 \cdot z_i \cdot cl5}{u_i + v_i + w_i + x_i + y_i + z_i}$$

u_i à z_i : Nombre de points par classe et par trajet

cl0 : pas d'herbacée verte/paille sur le point

cl1 : recouvrement en herbacées vertes/pailles est inférieur à 20%

cl2 : recouvrement en herbacées vertes/pailles est compris entre 20 et 40%

cl3 : « « entre 40 et 60%

cl4 : « « entre 60 et 80%

cl5 : « « entre 80 et 100%

Cet indice nous permet de visualiser rapidement l'évolution du recouvrement des deux types d'herbacées en question.

• Troupeau 1

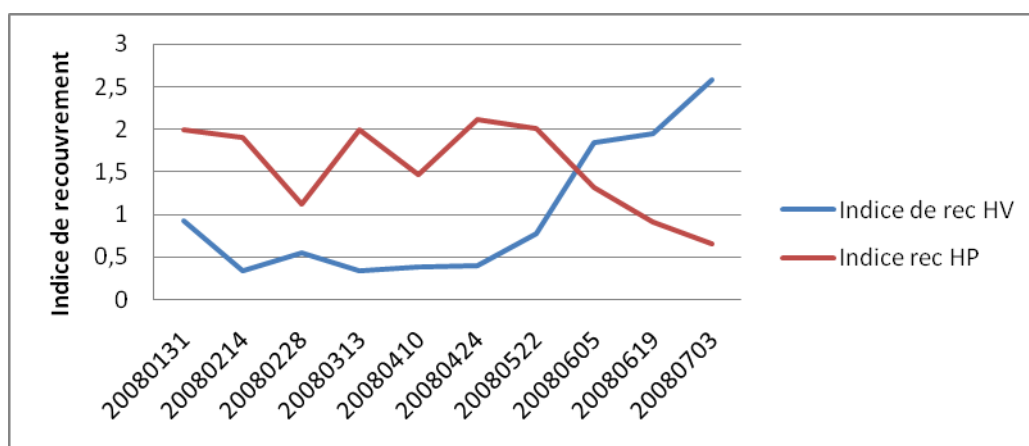


Figure 18 : évolution de l'indice de recouvrement en herbacées vertes et pailles sur les trajets du troupeau 1

• Troupeau 5

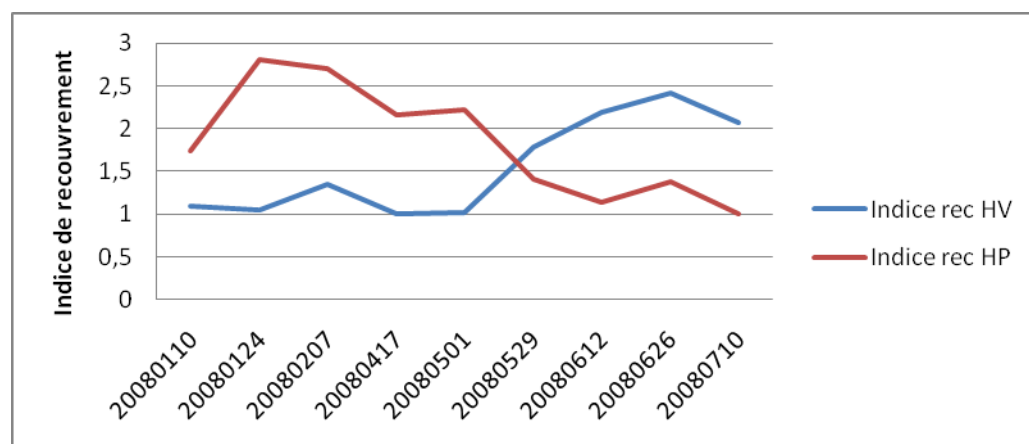


Figure 19 : évolution de l'indice de recouvrement en herbacées vertes et pailles sur les trajets du troupeau 5

L'évolution des recouvrements en herbacées vertes et pailles est similaire dans les deux zones. De janvier à mai l'indice de recouvrement en herbacées pailles est supérieur à celui

des herbacées vertes. On remarque une alternance entre les deux types de recouvrement. A partir de fin mai, le recouvrement en herbacées vertes augmentent, alors que le recouvrement en herbacées pailles diminue (figures 19 et 20).

6.5.1.2.2 Les effets des différents recouvrements herbacés sur la vitesse du buffle

La figure 12 présente les vitesses moyennes supposées des buffles selon leur type d'activité, la vitesse est donc une variable qui donne énormément d'informations sur l'activité instantanée du buffle.

C'est pourquoi, ci-après elle est utilisée comme variable expliquée. L'objectif de l'analyse est d'expliquer sa variabilité par rapport aux variables concernant le disponible alimentaire : recouvrement global en herbacées, recouvrement en herbacées vertes et recouvrement en herbacées pailles. La strate ligneuse ne sera pas abordée dans ce travail.

A partir du logiciel R, on teste l'effet simple de chacune de ces variables sur la vitesse. Au préalable, d'autres variables comme le troupeau ou encore la saison ont été testées : ces variables expliquent une partie de la variabilité. Par contre la variable saison ne sera pas conservée dans le modèle, en effet il est évident que le recouvrement herbacé est dépendant de la saison.

Au vu de la similarité de l'évolution des recouvrements en herbacées, les données des troupeaux 1 et 5 ont été poolées.

- **Effet du recouvrement herbacé global sur la vitesse**

H_0 : le recouvrement global en herbacées n'a pas d'influence significative sur la vitesse des buffles

```
> vitnaveg$Recherbglo=as.factor(vitnaveg$Recherbglo)
> mod1=gam(Vitkmh ~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Recherbglo, data=vitnaveg)
> mod2=gam(Vitkmh ~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau, data=vitna)
> anova(mod1,mod2)
Analysis of Deviance Table
```

Model 1: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + Recherbglo

Model 2: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau

Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)

1 3919.6 1390.27

2 3924.6 1459.62 -5.0 -69.35 **2.582e-40<<0,05**

P est nettement inférieure à 0,05, alors on rejette H_0 . Le recouvrement global en herbacées a donc un effet significatif sur la vitesse des buffles.

Le graphique est très clair, la vitesse des buffles a tendance diminuer en fonction du recouvrement global en herbacées : plus le recouvrement est important plus la vitesse diminue (figure 19A).

- **Effet du recouvrement en herbacées vertes sur la vitesse**

H_0 : le recouvrement en herbacées vertes n'a pas d'influence significative sur la vitesse des buffles

```
> vitnaveg$RecHv=as.factor(vitnaveg$RecHv)
> mod1=gam(Vitkmh ~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+ RecHv, data=vitnaveg)
> mod2=gam(Vitkmh ~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau, data=vitna)
> anova(mod1,mod2)
Analysis of Deviance Table
```

Model 1: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + RecHv

Model 2: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau

Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)

1 3919.6 1434.9

2 3924.6 1459.6 -5.0 -24.7 **3.428e-13<0,05**

P est nettement inférieure à 0,05, alors on rejette H_0 . Le recouvrement en herbacées vertes a donc un effet significatif sur la vitesse des buffles.

Encore une fois, plus le recouvrement en herbacées vertes est important plus la vitesse diminue (figure 19B). Dans la fenêtre graphique, la dernière barre à droite correspond à la classe 5 qui ne s'est pas affichée en haut.

- ***Effet du recouvrement en herbacées pailles sur la vitesse***

H_0 : le recouvrement en herbacées pailles n'a pas d'influence significative sur la vitesse des buffles

```
> vitnaveg$RecHp=as.factor(vitnaveg$RecHp)
> mod1=gam(Vitkmh ~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+ RecHp, data=vitnaveg)
> mod2=gam(Vitkmh ~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau, data=vitna)
> anova(mod1,mod2)
Analysis of Deviance Table
```

Model 1: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + RecHp

Model 2: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau

Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)

1 3919.6 1445.40

2 3924.6 1459.62 -5.0 -14.22 **2.911e-07<0,05**

P est inférieure à 0,05, alors on rejette H_0 . Le recouvrement en herbacées pailles a donc un effet significatif sur la vitesse des buffles.

La vitesse diminue en fonction du recouvrement en herbacées pailles, plus le recouvrement en herbacées pailles est important, plus l'effet sur la vitesse est négatif. La tendance est moins marquée que pour les précédentes variables (figure 19C).

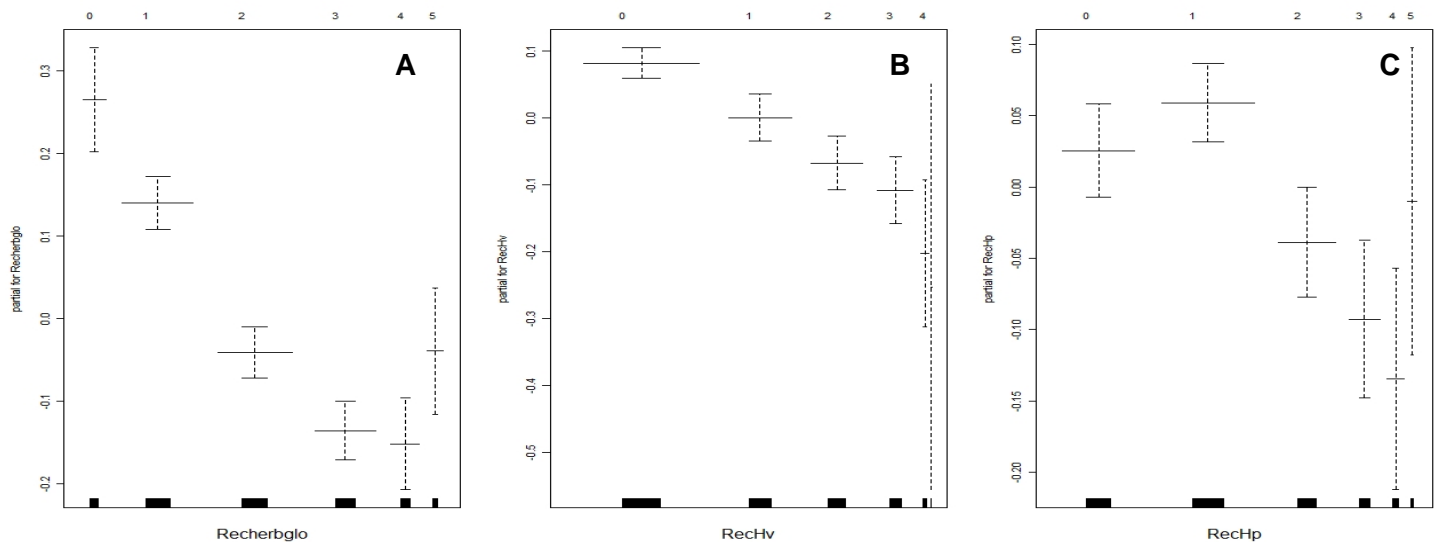


Figure 20 : Représentation graphique de l'effet du recouvrement global en herbacées (A), du recouvrement en herbacées vertes (B) et du recouvrement en herbacées pailles (C).
 0 : recouvrement nul ; 1 : recouvrement sur le point inférieur à 20% ; 2 : compris entre 20 et 40% ; 3 : compris entre 40 et 60% ; 4 : compris entre 60 et 80% ; 5 : supérieur à 80%.

6.5.2 Les facteurs de protection

Sont considérés comme facteurs de protection : la visibilité, le recouvrement ligneux et l'ombre caractérisant le point en question. Les résultats qui suivent traitent simultanément les deux troupeaux. Les effets significatifs testés ci-dessous le sont aussi pour chaque troupeau traité séparément.

6.5.2.1 La visibilité

La visibilité donne une indication sur l'ouverture du milieu. Sur le terrain elle est estimée en mètres (d'inférieure à 5 mètres à supérieure à 100 mètres).

H_0 : la visibilité n'a pas d'effet significatif sur la vitesse du buffle

```
> mod1=gam(Vitkmh~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Saison+Visib, data=vitnaveg)
> mod2=gam(Vitkmh~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Saison, data=vitnaveg)
> anova(mod1,mod2)
Analysis of Deviance Table
```

```
Model 1: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + Saison + Visib
Model 2: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + Saison
  Resid. Df Resid. Dev    Df Deviance P(>|Chi|)
```

```
1  3922.6  1451.01
2  3923.6  1459.50 -1.0  -8.49 1.661e-06<0,05
```

$P < 0,05$, on rejette H_0 , la visibilité présente un effet significatif sur la vitesse du buffle.

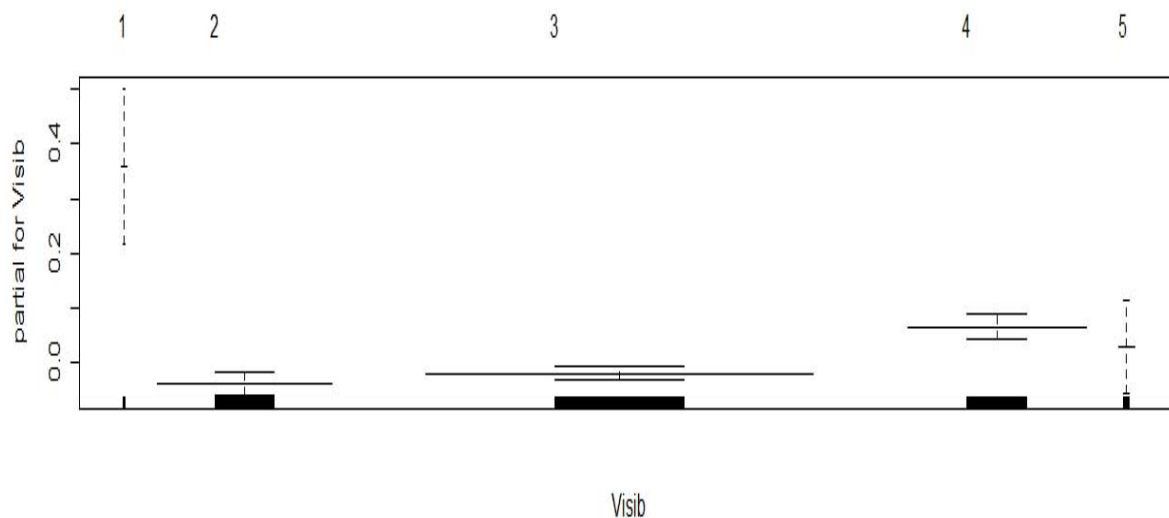


Figure 21 : Représentation graphique de l'effet de la visibilité sur la vitesse du buffle

La visibilité a un effet positif sur la vitesse, c'est-à-dire que plus la visibilité est importante plus la vitesse des buffles est importante (figure 20).

6.5.2.2 Le recouvrement ligneux

De la même façon que pour les recouvrements herbacés, le recouvrement ligneux est quantifié à partir de classes : de 0 pour un recouvrement nul à 5 pour recouvrement compris entre 80 et 100%.

H₀ : le recouvrement ligneux n'a pas d'effet significatif sur la vitesse du buffle

```
> mod1=gam(Vitkmh~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Saison+Topo+Feu+Recligglo, data=vitnaveg)
> mod2=gam(Vitkmh~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Saison+Topo+Feu, data=vitna)
> anova(mod1,mod2)
Analysis of Deviance Table
```

Model 1: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + Saison + Topo + Feu + Recligglo

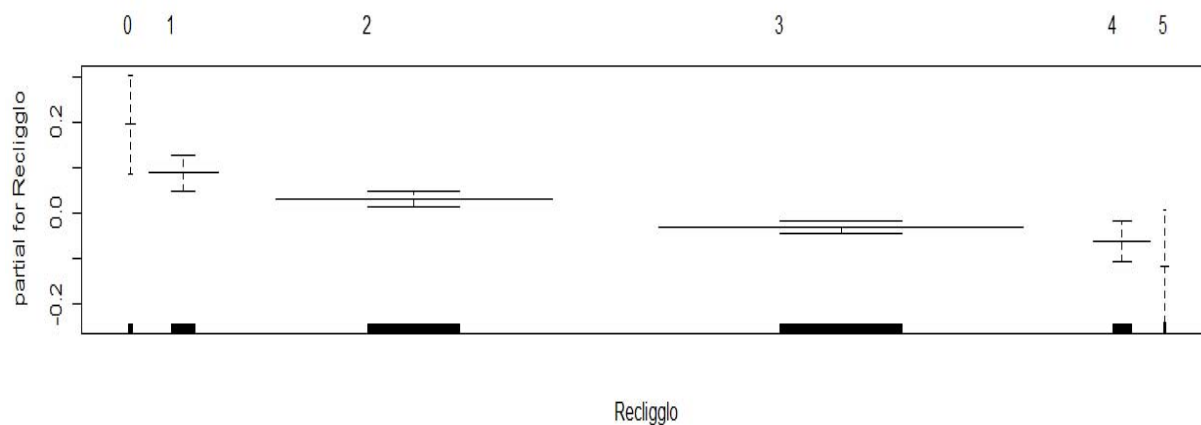
Model 2: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + Saison + Topo + Feu

Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)

1 3913.6 1402.06

2 3914.6 1409.69 -1.0 -7.62 **3.98e-06<<0,05**

P<<0,05, on rejette H₀, le recouvrement ligneux a un effet significatif sur la vitesse du buffle



6.5.2.3 L'ombre

H₀ : Le pourcentage de recouvrement sur le point influence significativement la vitesse du buffle.

```
>mod1=gam(Vitkmh~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Saison+Feu+Topo+Ombre, data=vitna)
>mod2=gam(Vitkmh~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Saison+Feu+Topo, data=vitna)
>anova(mod1,mod2)
Analysis of Deviance Table
```

Model 1: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + Saison + Feu + Topo + Ombre

Model 2: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + Saison + Feu + Topo

Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)

1 7726.9 2177.77

2 7727.9 2209.80 -1.0 -32.03 **1.568e-26<<0,05**

P<<0,05, on rejette H₀, la vitesse du buffle est influencée par la surface d'ombre sur le point

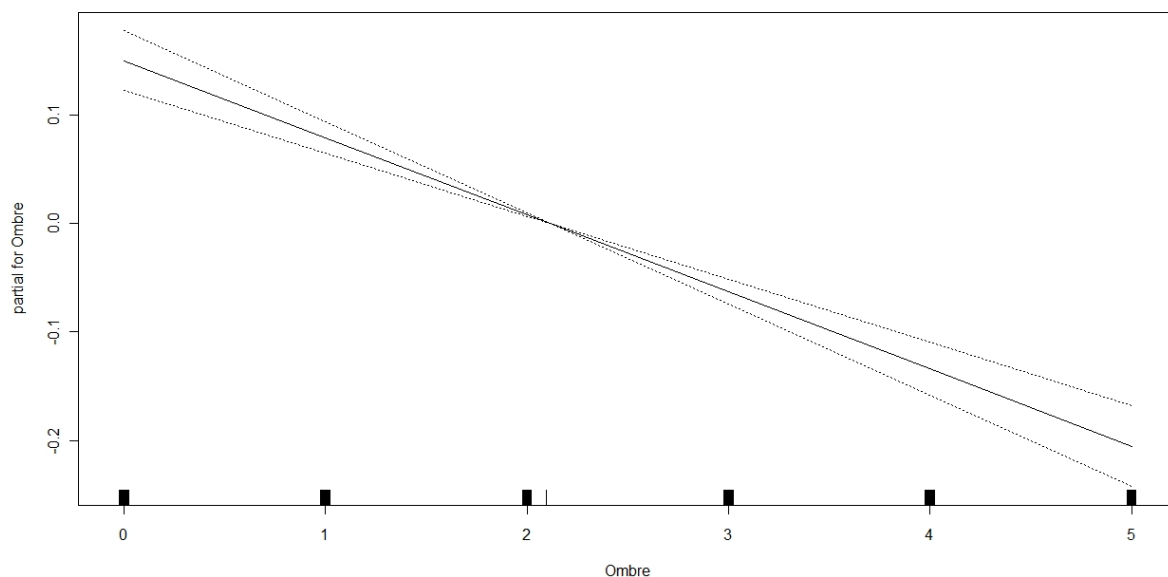


Figure 22 : Représentation graphique de l'effet de la surface d'ombre sur la vitesse du buffle 0 : absence d'ombre ; 1 : moins de 20% de la surface du point est ombragée ;2 : recouvrement ombragé compris entre 20 et 40% ; 3 : compris entre 40 et 60% ; 4 : compris entre 60 et 80% ; 5 : supérieur à 80%.

La surface d'ombre sur le point a un effet négatif sur la vitesse du buffle : plus la surface d'ombre est importante, plus la vitesse du buffle diminue (figure 21).

6.5.3 Les facteurs physiques

Les facteurs physiques sont des éléments paysagers ou météorologiques qui peuvent avoir un effet sur la vitesse du buffle.

6.5.3.1 La pluviométrie : diagramme ombrothermique, avec précision des grosses pluies

Données de Daniel

6.5.3.2 Le passage du feu

Le passage du feu est caractérisé par trois variables : brûlé, partiellement brûlé et non brûlé. Ces variables donnent une indication sur l'état du sol et de sa végétation. Le point est non brûlé, quand le feu n'y est pas passé et qu'il n'y a donc aucune trace de cendre ou de brûlure sur le sol ou les végétaux. Le point est partiellement brûlé quand une partie de la surface est caractérisée par la présence des indices précédents. Le point est dit brûlé quand la totalité de la surface a été touchée par le passage du feu et que le sol est recouvert d'une cendre.

H₀ : le passage du feu n'a pas d'influence sur la vitesse du buffle

```
> mod1=gam(Vitkmh~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Saison+Topo+Ombre+Feu, data=vitna)
> mod2=gam(Vitkmh~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Saison+Topo+Ombre, data=vitna)
> anova(mod1,mod2)
Analysis of Deviance Table
```

Model 1: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + Saison + Topo + Ombre + Feu

Model 2: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + Saison + Topo + Ombre

Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)

1 7726.9 2177.77

2 7728.9 2196.80 -2.0 -19.03 **2.177e-15<<0,05**

P<<0,05, on rejette H₀, la vitesse du buffle est influencée par le passage du feu

Si on teste l'effet du passage du feu sur la vitesse sans l'effet de l'ombre, on remarque que la probabilité est encore inférieure et donc encore plus significative.

```
> mod1=gam(Vitkmh~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Saison+Feu, data=vitna)
```

```
> mod2=gam(Vitkmh~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Saison, data=vitna)
```

```
> anova(mod1,mod2)
```

Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)

1 7734.9 2215.66

2 7736.9 2250.59 -2.0 -34.93 **3.345e-27<<0,05**

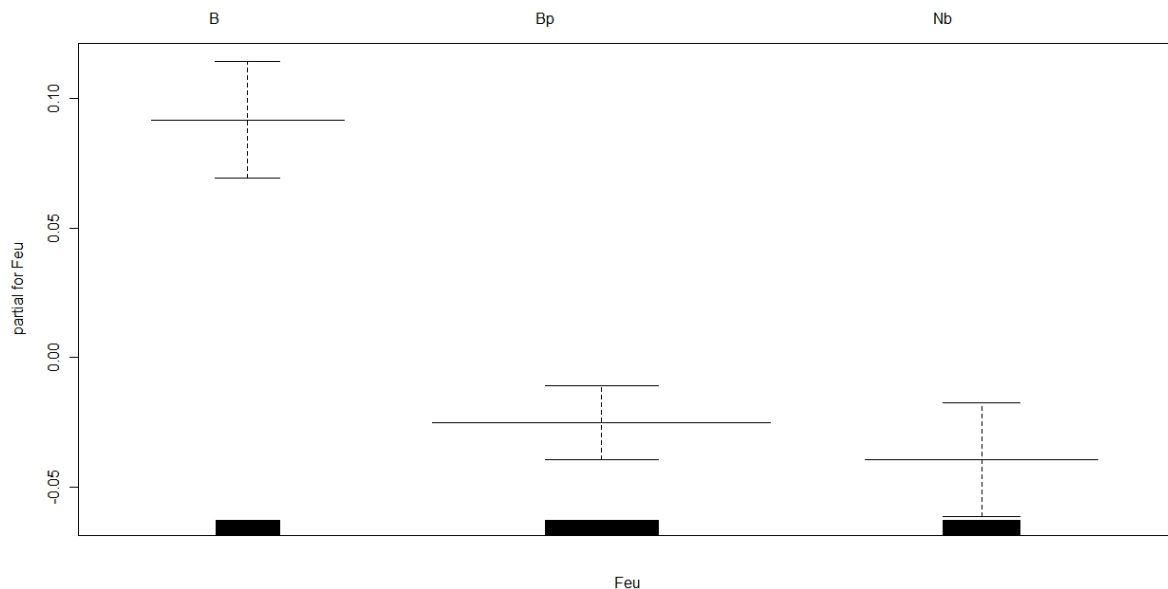


Figure 23 : Représentation graphique de l'effet du passage du feu sur la vitesse du buffle

Le passage du feu à un effet positif sur la vitesse, c'est-à-dire que les buffles accélèrent en présence d'un sol totalement brûlé (figure).

6.5.3.3 La topographie

La topographie correspond à la configuration du milieu. Sur le terrain sept possibilités de topographie étaient possibles : la crête¹, le plateau², le haut de versant³, le glacis⁴, la pénéplaine⁵, le bas de pente⁶, le lit mineur de rivière⁷ et le lit majeur de rivière⁸.

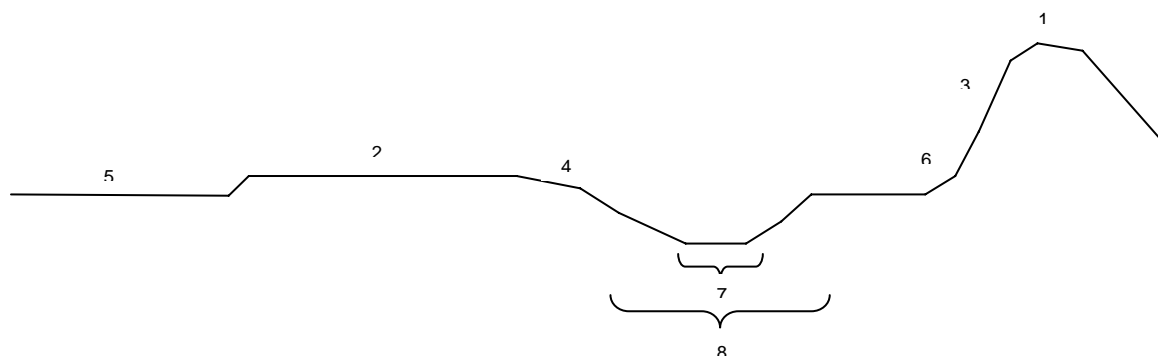


Figure 24 : Profil topographique, présentant les principales modalités de la variable

H₀ : la topographie n'a pas d'effet significatif sur la vitesse du buffle

```
> mod1=gam(Vitkmh~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Saison+Topo, data=vitna)
> mod2=gam(Vitkmh~lo(cosdif,sindif,span=0.3)*troupeau+Saison, data=vitna)
> anova(mod1,mod2)
Analysis of Deviance Table
```

Model 1: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + Saison + Topo

Model 2: Vitkmh ~ lo(cosdif, sindif, span = 0.3) * troupeau + Saison

Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)

1 7729.9 2238.1

2 7736.9 2250.6 -7.0 -12.5 **3.086e-07<0,05**

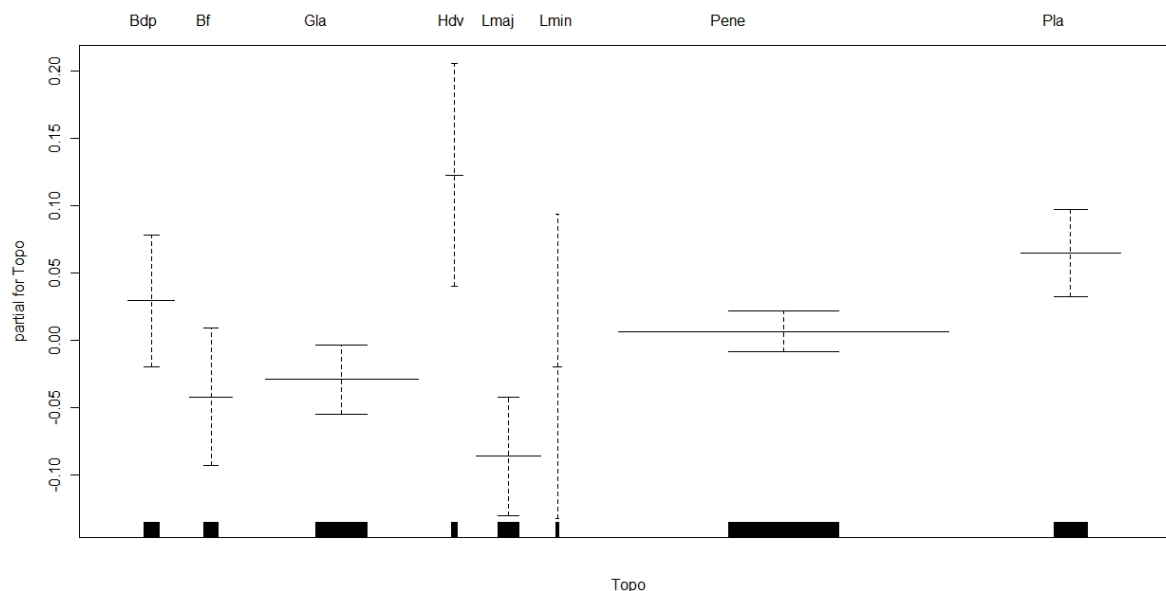


Figure 25 : Représentation graphique de l'effet de la topographie sur la vitesse du buffle

La topographie a donc une influence sur la vitesse du buffle, les vitesses les plus basses s'observent aux abords des rivières ou des fleuves. Les plateaux sont caractérisés par une vitesse plus élevée (figure).

7 2. Discussion

Même plan que les résultats

+ Biais de l'étude : variabilité intra-observateur et inter-observateurs

+Test « gam », ne peut pas être utilisé avec des données autocorrélées, mais c'est le cas

Dans notre étude, le déplacement est caractérisé par la variable « vitesse ». En effet, plus la vitesse est élevée, plus le déplacement est important. Ce déplacement traduit également Il semble également que la vitesse soit une variable intégrative des activités du buffle. Effectivement, les déplacements des buffles sont orientés par

8 Discussion

9 Conclusion

10 Bibliographie

- Alden, P.C., R.D. Estes, D. Schlitter, and B. Mc Bride. (1995). National Audubon Society Field Guide to African Wildlife. New York: Chanticleer Press.
- Ansell, W.F.H. (1972). Identification manual for African Mammals, ed. J. Meester and H.W. Setzer. Washington, D.C.: Smithsonian Institution.
- Bate, D.M.A. (1951). The mammals of Singa and Abu Hugar. In Fossil mammals of Africa, London: British Museum of Natural History, 2: 1-29.
- Beekman J.H. & Prins H.H.T. (1989). Feeding strategies of sedentary large herbivores in East-Africa, with emphasis on the African buffalo, *Syncerus caffer*. African Journal of Ecology, 27: 129–147.
- Benhamou Simon, le domaine vital des mammifères, CNRS-CRNC, F-13402
- Bothma J. du P. (2006). Wildplaas-bestuur. 4Rev e.. 765 pages. ISBN 0-6270-2531-5.
- Bowen W.D. & McTaggart Cowan I. (1980). Scent-marking in coyotes. Can.J.Zool., 58:473-480.
- Branagan D. & Hammond J. A. (1965). Rinderpest in Tanganyika: A review. Bull. Epizoot. Dis. Afr., 13: 225-46
- Burgess R. L. & Sharpe D. M. (1981). Forest island dynamics in man-dominated landscapes. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Burt W.H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. J. Mamm., 24: 346-352.

- Calsbeek R. & Sinervo B. (2002). An experimental test of the ideal despotic distribution. *Journal of Animal Ecology*, 71: 513-523.
- Chace J.F. & Walsh J.J. (2006). Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*, 74 : 46–69.
- Clutton-Brock T.H. & Harvey P.H. (1978). Mammals, resources, and productive strategies. *Nature*, 273: 191-195.
- Conybeare A. (1980). Buffalo numbers, home range and daily movement in the Sengwa Wildlife Research Area, Zimbabwe. *South African Journal of Wildlife Research*, 10: 89–93.
- Cooper W.E. (1978). Home range criteria based on temporal stability of areal occupation. *J. Theor. Biol.*, 73: 687-695.
- Daget P. & Godron M. (1995). *Pastoralisme : troupeaux, espaces et sociétés*. Hatier, 510 p.
- Despard Estes Richard (1991). *The Behavior Guide to African Mammals*. University of California Press. ISBN 0-520-08085-8.
- Funston P.J., Skinner J.D., & Dott H.M. (1994). Seasonal-variation in movement patterns, homerange and habitat selection of buffalos in a semiarid habitat. *African Journal of Ecology*, 32: 100–114.
- Gallistel C.R. (1990). *The organization of learning*. Bradford books / MIT press, Cambridge, Mass.
- Garland T. (1983). Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *Am. Nat.* 121: 571-587.
- Gentry A.W. (1967). *Pelorovis oldowayensis* Reck, an extinct bovid from East Africa. *Bull. Brit. Mus. (Nat. His.) Geol.*, 14: 245-99.
- Grimsdell J.J.R. & Field C.R. (1976). Grazing patterns of buffaloes in the Rwenzori National Park, Uganda. *East African Wildlife Journal*, 14: 339–344.
- Grobler J.P. & Van Der Bank, (1996). Genetic diversity and isolation in African Buffalo (*Syncerus Caffer*). *Biochemical Systematics and Ecology*, Vol 24, 7/8: 757-761.
- Halley D.J., Vandewalle M.E.J., Mari M. & Taolo C. (2002). Herd –switching and long-distance dispersal in female African Buffalo *Syncerus Caffer*, East African Wild Life Society, *Afr. J. Ecol.*, 40: 97-99.
- Illius A.W., O'Connor T.G. (2000). Resource heterogeneity and ungulate population dynamics. *Oikos*, 89: 283-294
- Jewell P.A. (1966). The concept of home range in mammals. *Symp.Zool.Soc.Lond.*, 18: 85-109.
- Johnson R.P. (1973). Scent-marking in mammals. *Anim. Behav.*, 21:521-535.
- Kingdon, J. (1997). *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. Academic Press, London and New York: NaturalWorld.
- Kruuk H. & Sands W.A. (1972). The aardwolf (*Proteles cristatus*) as predator of termites. *E. Afr. Wildl. J.*, 10: 211-227.
- Lamarque F. (2004). *Les grands mammifères du complexe WAP*. Consortium ECOPAS. ISBN 2-87614-586-3.
- MacDonald D.W. (1979b). The flexible social system of the golden jackal *Canis aureus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 5:17-38.
- McNab B. (1963). Bioenergetics and determination of home range size. *Am. Nat.*, 97: 133-140.
- Mennechez G. et Clergeau P. (2006). Effect of urbanisation on habitat generalists : starlings not so flexible?. *Acta oecologica.*, 30: 182-191.
- Mloszewski, M.J. (1983). *The behaviour and ecology of the African Buffalo*, Cambridge University Press., 24-34.
- Murdie G., Hassel M. P. (1973). Food distribution, searching success and predator prey models. In : *The Mathematical Theory of Dynamics of Biological Populations* (Barlett, M.S. & Hiorns, R.W. eds) pp. 87-101. London : Academic Press.
- Mykytowycz R. (1965). Further observations on the territorial function and histology of submandibular cutaneous (chin) glands in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Anim. Behav.*, 13: 400-412.
- Mykytowycz R. (1968). Territorial marking by rabbits. *Scientific American* 218(5): 116-126.
- Mykytowycz R. & Gambale S. (1969). The distribution of dung-hills and the behaviour of free-living rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, on them. *Forma et Functio*, 1: 333-349.

- O'keefe J. & Nadel L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford University Press, Oxford.
- Peters R.P. & Mech L.D. (1975). Scent-marking in wolves. *Am.Scient.*, 63: 628-637.
- Pilgrim, G.E. (1947). The evolution of the buffaloes, oxen, sheep, and goats. *J. Linn. Soc., Zool.*, 41: 272-86.
- Richardson P.R. (1990). Scent marking and territoriality in the aardwolf. Pp.378-387 in: D.W. MacDonald, D. Müller-Schwarze & S.E. Natynczuk (Eds), *Chemical signals in vertebrates 5*. Oxford University Press, Oxford.
- Richardson P.R. (1991). Territorial significance of scent marking during the non-mating season in the aardwolf *Proteles cristatus* (Carnivora : Protelidea). *Ethol.*, 87: 9-27.
- Ricklefs R. E., Miller G. L. (2005). *Ecologie*. Editions De Boeck Université, Bruxelles.
- ISBN 2-7445-0145-X.
- Rothman R.J. & Mech L.D. (1979). Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs. *Anim. Behav.*, 27: 750-760.
- Ryan S.J. and Jordaan W. (2005). Activity patterns of African buffalo *Syncerus caffer* in the Lower Sabie Region, Kruger National Park, South Africa. *Koedoe*, 48(2): 117–124. Pretoria. ISSN 0075-6458.
- Saint-Girons H. & Saint-Girons M.C. (1959). Espace vital, domaine et territoire chez les vertébrés terrestres (reptiles et mammifères). *Mammalia*, 23: 448-476.
- Simonsen B.T., Siegmund H.R. & Arctander P. (1998). Population structure of African buffalo inferred from mtDNA sequences and microsatellite loci: high variation but low differentiation. *Molecular Ecology*, 7: 225-262.
- Sinclair A.R.E. (1977). *The African Buffalo, a study of resource limitation of populations*, The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Sneddon I.A. (1991). Latrine use by the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *J.Mamm.*, 72: 769-775.
- Stark M.A. (1986). Daily movement, grazing activity and diet of savanna buffalo, *Syncerus caffer* brachyceros, in Benoue-National-Park, Cameroon. *African Journal of Ecology*, 24: 255–262.
- Stoddart D.M. (1970). Individual range, dispersion and dispersal in a population of water voles (*Arvicola terrestris*). *J. Anom. Ecol.*, 39: 403-425.
- Van hooft W.F., Hanotte O., Wenink P.W., Groen A. F., Sugimoto Y., Prins H.H.T., TEALE A. (1999). Applicability of bovine microsatellite markers for population genetic studies on African buffalo (*Syncerus caffer*) *Animal Genetics*, SHORT COMMUNICATION, 30: 214-434.
- Wells M.C. & Bekoff M. (1981). An observational study of scent marking in coyotes *Canis latrans*. *Anim. Behav.*, 29: 332-350.
- Wiens J.A. (1976). Population responses to patchy environments. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 81-120.
- Winterbach H.E.K. & Bothma J.D. P. (1998). Activity patterns of the Cape buffalo *Syncerus caffer* caffer in the Willem Pretorius Game Reserve, Free State. *South African Journal of Wildlife Research*, 28: 73–81.
- Wunder B.A. (1975). A model for estimating metabolic rate of active or resting mammals. *J.Theor.Biol.*, 49: 345-354.

11 Annexes

11.1 Lexique

11.2 Séquence Cybertracker